BIOLOGIE

TOUT-EN-UN • 2e année BCPST

Sous la direction de

Pierre Peycru

Jean-Claude Baehr
François Cariou
Didier Grandperrin
Christiane Perrier
Jean-François Fogelgesang
Jean-Michel Dupin

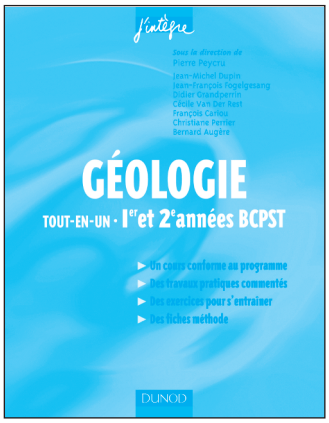
2e édition

DUNOD

DANS LA MÊME COLLECTION

BIOLOGIE, tout-en-un, 1re année BCPST
GÉOLOGIE, tout-en-un, 1re et 2e années BCPST





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.



Le Code de la propriété intellectuelle du 1er 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 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. 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).

© Dunod, Paris, 2010
ISBN 978-2-10-054491-2

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.

REMERCIEMENTS

La parution de ce second volume « Biologie BCPST » est pour nous l'occasion de remercier tous ceux qui nous ont aidés à mener à bien ce projet par leurs conseils et leurs critiques constructives.

Merci à nos collègues universitaires qui ont relu les versions initiales de certains chapitres :
Corinne ABBADIE, professeur à l'université de Lille-1,
Valérie FÉNELON, professeur à l'université de Bordeaux-1,
Jean-Louis JULIEN, professeur à l'université Blaise Pascal de Clermont-Ferrand,
Nathalie LEBLANC, maître de conférence à l'université Blaise Pascal de Clermont-Ferrand,
Guillaume LECOINTRE, professeur au Museum National d'Histoire Naturelle de Paris,
Christiane LICHTLÉ, maître de conférences à l'université de Paris-6,
Stéphane MAURY, maître de conférences à l'université d'Orléans.

Nous remercions également notre collègue Daniel POISSON, professeur en BCPST au Lycée Masséna à Nice, pour les nombreux clichés qu'il a bien voulu nous confier pour cette nouvelle édition.

Si malgré leurs remarques, certaines erreurs se glissaient encore dans ces pages, elles nous seraient totalement imputables.

Cet ouvrage, fruit de la collaboration d'une équipe de professeurs est aussi celui du travail de nos étudiants. Leurs questions, leurs difficultés, et leurs idées ont nourri notre réflexion. Nous souhaitons que cet ouvrage soit pour eux un outil efficace sur la voie de la réussite.

Enfin, nous n'oublions pas nos proches, qui cette fois encore, ont accepté patiemment l'intrusion de notre activité professionnelle dans la vie familiale.

Partie 2 - Biologie des organismes

1. Diversité du vivant	
Critères systématiques	Les bases de la phylogénie, établies en classe de Terminale, sont brièvement rappelées. Elles permettent d'exposer de manière simple les critères de systématique phylogénique qui conduisent à organiser la diversité du vivant, constatée dans les cours et les travaux pratiques. L'étude de cette diversité permet notamment de présenter des organismes unicellulaires procaryotes et eucaryotes (archée, colibacille, cyanobactérie, levure...) mais qui ne font en aucun cas l'objet d'une étude monographique.
2. L'organisme en relation avec son milieu	
2.1 Réalisation des échanges gazeux entre l'organisme animal et son milieu (nature des échanges, diversité des échangeurs, modalités de la ventilation)	Cette partie permet d'étudier l'adaptation structurale et fonctionnelle de la respiration des organismes adultes, en relation avec les paramètres physico-chimiques du milieu, aquatique ou aérien. Les échangeurs étudiés sont : - les branchies d'une Annélide (arénicole), d'un Mollusque (moule), d'un Arthropode Crustacé (écrevisse), et chez les Vertébrés, exclusivement des Poissons Téléostéens ; - les poumons : l'étude se limite aux poumons des Vertébrés suivants : Amphibiens, Oiseaux, Mammifères ; - les trachées des Arthropodes Insectes. On indique l'existence d'une respiration tégumentaire. On signale les rôles du dioxyde de carbone ou du dioxygène dans le contrôle de la ventilation, en relation avec le milieu. Les mécanismes du contrôle respiratoire et les structures impliquées ne sont pas au programme.
2.2 Échanges hydro-minéraux entre l'organisme végétal et son milieu ; corrélations trophiques dans l'organisme végétal	
- Absorption racinaire, fonctionnement stomatique, circulation des sèves (cas des Angiospermes).	L'approche qualitative et quantitative des besoins nutritifs n'est pas au programme. Il s'agit d'étudier le flux hydrique, de l'entrée au niveau des racines jusqu'à la transpiration foliaire. Le contrôle du fonctionnement stomatique est abordé. C'est l'occasion de présenter les modalités d'absorption et de circulation des ions. On ne traite pas des nodosités. On s'intéresse aux transferts des molécules carbonées et azotées dans le végétal, en se limitant aux seules mentions des lieux de synthèse, de transformation et d'accumulation, sans que soient détaillés les mécanismes à l'échelle cellulaire.
2.3 Adaptation du développement des Angiospermes au rythme saisonnier	
- Exemple du passage de la saison froide, en région tempérée, chez les Angiospermes.	La vernalisation n'est pas au programme. L'étude de la reprise de la vie active est l'occasion d'aborder les phénomènes physiologiques de la germination.
4. La reproduction des organismes animaux et végétaux	
4.1 Reproduction sexuée des végétaux	
- Organisation de la fleur, formation des gamétophytes, pollinisation, double fécondation et formation de la graine et du fruit chez les Angiospermes.	Ne sont pas au programme : les modalités de la formation de la fleur, la physiologie de la floraison, la physiologie de la fructification et celle du fruit, la formation des gamétanges chez les Filicophytes.
- Formation du gamétophyte, fécondation et formation du jeune sporophyte chez les Filicophytes.	Les cycles biologiques des Angiospermes et des Filicophytes sont construits, sans qu'ils conduisent à une étude comparative
4.2 Multiplication végétative naturelle chez les Angiospermes	
4.3 Reproduction sexuée chez les Mammifères : gamètes et fécondation	Les aspects éthologiques de la reproduction sexuée ne sont pas au programme. Les gamétogenèses mâle et femelle, sans leurs contrôles, sont au programme
4.4 Aspects chromosomiques et génétiques de la reproduction : cas de la multiplication végétative ; méiose ; mécanismes favorisant l'hétérozygotie	La variabilité engendrée par la mitose et la méiose est discutée à cette occasion. L'étude des conséquences génétiques de la méiose ne donnera pas lieu à des exercices de génétique formelle. Les mécanismes favorisant l'hétérozygotie chez les végétaux sont étudiés chez les Angiospermes. Les phénomènes d'incompatibilité chez les Champignons ne sont pas au programme

Partie 2 - Biologie des organismes (suite)

5. Diversité des types trophiques	
Types trophiques des micro-organismes : principales modalités.	Les grands processus métaboliques participant à la réalisation des types trophiques sont évoqués (photosynthèses, chimiosynthèses, fermentations, respirations) sans que le détail de leurs voies métaboliques soit exigé. Il convient surtout qu'apparaissent l'origine de l'énergie, la nature des donneurs et des accepteurs d'électrons et que les processus soient analysés en termes d'oxydo-réduction. L'existence d'organismes diazotrophes, symbiotiques ou non, est mentionnée, mais le fonctionnement des nodosités n'est pas au programme. Il ne s'agit pas de traiter les relations biotiques qui peuvent s'établir entre les êtres vivants (parasitisme, symbiose...). Les organismes étudiés seront cependant replacés dans les cycles du carbone et de l'azote, faisant ainsi apparaître l'importance écologique des types trophiques étudiés.

Partie 3 - Intégration d'une fonction à l'échelle de l'organisme

Cette partie permet d'aborder l'idée d'intégration d'une fonction-la fonction circulatoire-, à l'échelle de l'organisme. Elle conduit aussi à construire l'idée de régulation. L'exemple retenu est celui de l'intégration de la circulation systémique au fonctionnement des cellules et des organes, chez l'Homme.
Appuyée sur les notions de base relatives aux corrélations entre cellules, et prenant pour cadre le muscle squelettique, cette étude permet aussi d'établir une cohérence avec d'autres chapitres du programme.

1. Des communications intercellulaires chez l'animal	Il s'agit de présenter les mécanismes généraux de la communication entre cellules et non pas de traiter de manière exhaustive la diversité des mécanismes connus.
1.1 Messagers et messages dans les corrélations nerveuses et hormonales	Les messagers impliqués sont, dans la mesure du possible, ceux évoqués dans la fonction circulatoire. Les notions d'autocrinie, paracrinie, endocrinie sont présentées. Les voies de biosynthèse des messagers, les caractères cytologiques des cellules sécrétrices ne sont pas au programme. Un mécanisme biochimique de la dégradation des messagers (acétylcholine-estérase) et ses conséquences fonctionnelles sont présentés.
1.2 Mode d'action cellulaire des neurotransmetteurs et des hormones	Le mode d'action cellulaire des neurotransmetteurs est établi à partir des exemples de la noradrénaline (récepteurs α et β et de l'acétylcholine (récepteurs nicotinique et muscariniques). Pour les hormones, on présente un exemple de transduction avec récepteur membranaire et un exemple avec récepteur nucléaire. La diversité des mécanismes de transduction n'est pas l'objet de ce programme.
1.3 Genèse et propagation du message nerveux à l'échelle du neurone	On indique l'existence de phénomènes de sommation conduisant à la création de potentiels d'action au niveau du segment initial de l'axone. Les mécanismes moléculaires de création des potentiels et de codage en fréquence au niveau du segment initial ne sont pas au programme. Les modes de propagation le long de l'axone sont étudiés, en relation avec les structures moléculaires des membranes. La genèse des variations de potentiels électriques au niveau des neurones sensoriels n'est pas au programme.
2. Le fonctionnement de la cellule musculaire squelettique	
2.1 Organisation fonctionnelle de la cellule musculaire squelettique	La cellule musculaire squelettique est resituée au sein du muscle ; la connaissance de l'organisation de celui-ci se limite aux relations entre les cellules musculaires, les terminaisons des motoneurones et la micro-circulation (capillaires musculaires).
2.2 Couplage excitation / contraction	
2.3 Activité cellulaire et métabolisme énergétique de la cellule musculaire squelettique	Les mécanismes de la contraction sont étudiés en relation avec l'utilisation de l'ATP. Les différents substrats métaboliques de la cellule musculaire squelettique sont précisés et les voies de restauration de l'ATP sont au programme. L'incidence du jeûne prolongé sur le métabolisme de cette cellule n'est pas évoqué.

Partie 3 - Intégration d'une fonction à l'échelle de l'organisme (suite)

3. Intégration de la circulation sanguine au fonctionnement des organes	
3.1 Le transport des gaz respiratoires par le sang	L'étude du transport des gaz respiratoires est reliée aux connaissances développées dans les chapitres concernant les protéines et la respiration chez les animaux. Les effets du transport des gaz respiratoires sur le pH sanguin sont hors programme.
3.2 La pompe cardiaque et la mise en circulation du sang. Contrôle de l'activité cardiaque et débit sanguin	Les activités mécanique et électrique cardiaques sont étudiées, mais les méthodes d'exploration fonctionnelles du coeur et du circuit sanguin ne sont pas au programme. Les phénomènes sont étudiés aux différentes échelles.
3.3 La distribution du sang au muscle et son contrôle Circuit sanguin, organisation fonctionnelle des segments vasculaires (artères, artérioles, capillaires, veines), échanges capillaires, vasomotricité.	
3.4 Intégration de la perfusion du muscle à l'échelle de l'organisme	Il s'agit de traiter de l'adaptation de la fonction circulatoire à la perfusion des organes. On évoque à ce propos la redistribution des masses sanguines lors d'un exercice physique et d'une période post-prandiale. Les conséquences sur la pression artérielle sont envisagées à l 'échelle de l'organisme dans le cadre d'une régulation à court terme liée à la situation physiologique.

PROGRAMME DE TRAVAUX PRATIQUES

En seconde année, sont prévues en sciences de la Vie (16 séances)
- les séances relatives à la diversité des métazoaires : organisation comparée de deux appareils respiratoires (1), Mollusques (1), Insectes (2), Annélides (1)
- les séances consacrées à la diversité des types cellulaires animaux : histologie des Mammifères (3)
- la séance consacrée à l'étude des Champignons (1)
- les séances consacrées à la diversité des organismes végétaux : algues (1), Bryophytes (1), Filicophytes (1), Conifères (1), histologie des pièces florales des Angiospermes (1), graines, fruits et germinations chez les Angiospermes (2)

La diversité des Métazoaires et les grands plans d'organisation.	
• Organisation comparée de deux appareils respiratoires : grenouille et poisson (1 séance).	La relation avec l'appareil circulatoire est envisagée. Elle se limite à l'observation du coeur et des départs des troncs artériels. On ne réalise pas d'injections.
- Mollusques (moule et escargot) (1 séance).	Coquille, animal hors de sa coquille, cavité palléale. Organisation des branchies de la Moule. Il s'agit d'une étude comparative qui ne vise pas à dégager toutes les caractéristiques du plan d'organisation des Mollusques. Les caractéristiques anatomiques et fonctionnelles des différents appareils ne sont pas au programme.
- Insectes (2 séances : Odonates, Coléoptères, Diptères, Hyménoptères).	Ces séances sont l'occasion de présenter quelques traits permettant d'organiser la diversité des insectes métaboles : ailes, stades du développement post-embryonnaire, pièces buccales.
- Annélides (Polychètes : Néréis, arénicole) et autres vers (Planaires, Ascaris) (1 séance).	Morphologie générale, étude de coupes transversales commerciales.
La diversité des types cellulaires animaux (3 séances) : histologie des Mammifères.	Ces études sont conduites en relation avec les parties de cours concernant la diversité du Vivant abordée à l'échelle cellulaire et à l'échelle de l'organisme. On se fonde sur l'observation de préparations microscopiques de : peau, intestin grêle, pancréas, vaisseaux sanguins, frottis sanguin, poumon, tissus musculaires striés squelettique et cardiaque, tissu musculaire lisse, tissu nerveux (coupe transversale de nerf, fibres en vue longitudinale, coupe de moelle épinière), ovaire et testicule.

PROGRAMME DE TRAVAUX PRATIQUES (suite)

Champignons (1 séance).	Observations d'une moisissure (Rhizopus par exemple), d'asques et de structures reproductrices d'un Ascomycète, du carpophore d'un Basidiomycète. Les structures reproductrices observées sur ces champignons sont intégrées dans des cycles biologiques simples, non exigibles en dehors d'une activité d'observation.
La diversité des organismes végétaux (13 séances).	Les observations réalisées sur l'appareil végétatif et reproducteur permettent de préciser les critères de classification des organismes étudiés. Les structures reproductrices observées sont également intégrées dans des cycles biologiques, non exigibles en dehors d'une activité d'observation.
- "Algues" pluricellulaires (1 séance).	On se limite à des algues marines permettant de présenter la diversité morphologique et cellulaire des thalles : Ulvophytes (ulve), Straménopiles (fucus), Rhodobiontes (Polysiphonia). Préparations et observations des structures reproductrices du fucus.
- Bryophytes (1 séance).	L'étude des Bryophytes se limite au seul exemple du Polytric. Organisation morphologique et anatomique du pied feuillé, préparations et observations de corbeilles et de capsules.
- Filicophytes (1 séance).	L'étude des Filicophytes se limite au seul exemple du Polypode. Organisation morphologique et anatomique du pied feuillé, préparations et observations de sporanges et spores, de prothalles. Cette étude s'accompagne de la détermination de quelques fougères à l'aide d'une flore simple.
- Conifères (Pinophytes) (1 séance).	L'étude des Conifères se limite au seul exemple d'un pin. Organisation morphologique et anatomique du pied feuillé, observations de cônes à différentes échelles. Cette étude s'accompagne de la détermination de quelques conifères à l'aide d'une flore simple.
- Organisation et biologie florale des Angiospermes.	Observation de coupes d'étamines et de pistil en relation avec la biologie florale. Ces travaux pratiques sont l'occasion d'une initiation à l'utilisation d'une flore simple, qui sera poursuivie lors des stages sur le terrain.
- Graines, fruits, germinations chez les Angiospermes (2 séances).	Il s'agit de reconnaître ce qui caractérise une structure de graine et une structure de fruit. La reconnaissance des particularités des ovules ou de l'ovaire qui ont donné naissance à la graine et au fruit n'est pas exigée. On se limite à la distinction graines à albumen / graines sans albumen, et à la présentation des principaux types de fruits.

Table des matières

Remerciements V
Programme officiel VII
Pour bien utiliser cet ouvrage XIV
Abréviations XVI

Partie 2 Biologie des organismes

1 La diversité du vivant 2
1.1 La phylogénie : concepts, méthodes et outils 2
1.2 La classification du vivant 11

2 Réalisation des échanges gazeux entre l'organisme et son milieu 23
2.1 Réalisation d'EGR par diffusion 23
2.2 Réalisation d'EGR au niveau de grandes surfaces 26
2.3 Réalisation d'EGR au niveau de surfaces amincies et protégées 37
2.4 Réalisation d'EGR par la convection de fluides de part et d'autre de l'échangeur 39
2.5 Réalisation d'EGR contrôlés 48

3 Échanges hydrominéraux entre l'organisme végétal et son milieu ; corrélations trophiques dans l'organisme végétal 55
3.1 Les caractéristiques générales des transferts Sol – plante – atmosphère 55
3.2 Absorption racinaire et formation de la sève brute 65
3.3 La circulation ascendante de la sève brute 74
3.4 Charge du phloème et conduction de la sève élaborée 84

4 Adaptation du développement des angiospermes au rythme saisonnier 95
4.1 Appareil végétatif et passage de la mauvaise saison 95
4.2 Physiologie de la plante l'hiver 101
4.3 Germination des semences 106

5 Reproduction sexuée des végétaux 117
5.1 Reproduction sexuée chez une filicophyte : le polypode vulgaire 117
5.2 Reproduction sexuée chez les angiospermes 127

6 Multiplication végétative naturelle chez les angiospermes 162
6.1 Qu'est-ce que la multiplication végétative naturelle ? 162
6.2 Modalités de la multiplication végétative chez les Angiospermes 164
6.3 Caractéristiques de la multiplication végétative 170
6.4 Place de la multiplication végétative dans le cycle de reproduction 174

7 Reproduction sexuée chez les mammifères : gamètes et fécondation 179
7.1 Gamétogenèse 179
7.2 Rapprochement du spermatozoïde et de l'ovocyte II 191
7.3 Reconnaissance intraspécifique et fusion du spermatozoïde et de l'ovocyte II 193
7.4 Conséquences de la fusion du spermatozoïde et de l'ovocyte II 196

8 Aspects chromosomiques et génétiques de la reproduction : cas de la multiplication végétative ; méiose ; mécanismes favorisant l'hétérozygotie 204
8.1 Origine de la variabilité engendrée par la reproduction sexuée 204
8.2 Divers mécanismes à l'origine de la variation de l'information génétique et du maintien de sa diversité 212
8.3 Conséquences génétiques comparées de la reproduction sexuée et de la multiplication végétative 230

9 Diversité des types trophiques des micro-organismes 237
9.1 Existence de divers types trophiques au sein des écosystèmes 238
9.2 Diversité des sources d'énergie et d'électrons 240
9.3 Diversité des sources alimentaires carbonée et azotée, auto- et hétérotrophie à ces éléments 254
9.4 Participation des micro-organismes à deux grands cycles biogéochimiques 258

Partie 3 Intégration d'une fonction à l'échelle de l'organisme

10 Messages et messagers dans les corrélations nerveuses et hormonales 268
- 10.1 Des corrélations différentes selon la nature du message et la distance entre émetteur et récepteur 268
- 10.2 Nature et diversité des messagers et des messages impliqués dans la communication 274
- 10.3 Messages et messagers mis en jeu dans la synapse neuromusculaire 279

11 Mode d'action cellulaire des neurotransmetteurs et des hormones 291
- 11.1 Unité et diversité des récepteurs des messagers intercellulaires 291
- 11.2 Le mode d'action de l'ACh via le récepteur ionotropique nicotinique à acétylcholine, nAChR : membrane plasmique et transduction directe du message 294
- 11.3 Le mode d'action de messagers via un récepteur couplé à une protéine G : membrane plasmique et transduction indirecte du message 302
- 11.4 Mode d'action de messagers à récepteurs intracellulaires, hormones stéroïdes et thyroïdiennes 316

12 Genèse et propagation du message nerveux 329
- 12.1 Organisation globale de la commande d'un muscle strié squelettique 329
- 12.2 Genèse d'un message nerveux et excitabilité cellulaire 331
- 12.3 Potentiels électrotoniques, sommations et intégration 345
- 12.4 Conduction du message nerveux par un axone 352

13 Organisation fonctionnelle de la cellule musculaire striée squelettique 363
- 13.1 Le muscle strié squelettique AGIT sur le squelette 363
- 13.2 Bases moléculaires de la contraction 368
- 13.3 Mécanismes moléculaires de la contraction 374

14 Couplage excitation – contraction des fibres musculaires 381
- 14.1 Cas de la fibre musculaire striée squelettique 381
- 14.2 Cas de la fibre myocardique 390
- 14.3 Cas de la fibre musculaire lisse 393

15 Activité cellulaire et métabolique de la fibre striée squelettique 398
- 15.1 Analyse du métabolisme du muscle strié squelettique 398
- 15.2 Production de l'ATP dans le myocyte 401
- 15.3 Différents types de fibre musculaire striée squelettique 404
- 15.4 Ressources énergétiques du myocyte 406

16 Transport des gaz respiratoires par le sang 413
- 16.1 Le sang, un tissu conjonctif liquide et endigué 413
- 16.2 Transport du dioxygène 419
- 16.3 Transport de dioxyde de carbone 424

17 Pompe cardiaque et mise en circulation du sang 432
- 17.1 La double activité cardiaque 432
- 17.2 Origine de la rythmicité cardiaque 450
- 17.3 Contrôle de l'activité cardiaque 455

18 La distribution du sang au muscle et son contrôle 470
- 18.1 Rôle du système artériel 470
- 18.2 Rôle des capillaires 486
- 18.3 Rôle du système veineux 491

19 Intégration de la perfusion du muscle à l'échelle de l'organisme 498
- 19.1 Adaptation de la fonction circulatoire à la perfusion des organes 498
- 19.2 Régulation de la pression artérielle moyenne de l'organisme 513

Travaux pratiques

TP1 Organisation comparée de deux appareils respiratoires : poisson et grenouille 527
- 1.1 Respiration d'un poisson : le gardon, *Leuciscus rutilus* 527
- 1.2 Respiration d'un amphibien : la grenouille verte, *Rana esculenta* 532
- 1.3 Comparaison des appareils respiratoires 537

TP2 Étude pratique de deux mollusques, la moule et l'escargot 539
2.1 Étude de la moule *Mytilus edulis* 539
2.2 Étude de l'escargot de bourgogne *Helix pomatia* 543
2.3 Étude comparative 546

TP3 Diversité du monde des insectes 548
3.1 Rappels sur le plan d'organisation des insectes et les types de développement 548
3.2 Odonates 549
3.3 Coléoptères 553
3.4 Diptères 556
3.5 Hyménoptères 560
3.6 Synthèse sur les types de développement des insectes 564

TP4 Annélides polychètes, vers plats, vers ronds 566
4.1 Annélides polychètes 566
4.2 Vers plats : étude d'un plathelminthe, *Dugesia* 571
4.3 Vers ronds : étude d'un némathelminthe L'ascaris 574

TP5 Diversité des types cellulaires animaux : histologie des mammifères 577
5.1 Histologie des organes impliqués dans les fonctions de relation 578
5.2 Histologie des organes impliqués dans les fonctions de nutrition 584
5.3 Histologie des organes impliqués dans les fonctions de reproduction 593
5.4 Bilan : classification fonctionnelle des tissus des mammifères 595

TP6 Les algues pluricellulaires 599
6.1 Une algue verte : l'ulve 599
6.2 Une algue brune : le fucus vésiculeux 601
6.3 Une algue rouge : *polysiphonia* 605

TP7 Les champignons 607
7.1 Étude d'une mucorale : la moisissure du pain 607
7.2 Étude des champignons à basides (basidiomycètes) 609
7.3 Étude des champignons à asques (ascomycètes) 612
7.4 Caractères généraux des champignons 614
7.5 Les champignons dans la phylogénie 617

TP8 Les bryophytes 618
8.1 Appareil végétatif du polytric : une tige feuillée 618
8.2 Reproduction et cycle du polytric 621
8.3 Caractères écologiques fondamentaux des bryophytes 624
8.4 Identification de quelques bryophytes 626
8.5 Position phylogénétique des bryophytes 626

TP9 Les filicophytes 627
9.1 Appareil végétatif 627
9.2 Structures intervenant dans la reproduction sexuée 630
9.3 Diversité des filicophytes 633

TP10 Les pinophytes 635
10.1 Structure d'une tige feuillée de pinophyte 635
10.2 Reproduction : étude de rameaux fertiles de pin sylvestre 640
10.3 Cycle de reproduction de *Pinus sylvestris* 644
10.4 Identification de quelques conifères 644
10.5 Position phylogénétique des pinophytes 645

TP11 Organisation et biologie florale des angiospermes 646
11.1 Structure et fonction des étamines 646
11.2 Structure et fonction de l'ovaire 651
11.3 Position systématique des angiospermes 653

TP12 Graines, fruits et germinations chez les angiospermes 655
12.1 Structure du fruit et de la graine de haricot (fabacée) 655
12.2 Unité et diversité de la structure des graines 659
12.3 Unité et diversité des fruits 662
12.4 Devenir des graines, dissémination et germination 672

Fiches méthodes

1 Gérer le passage de 1re en 2e année 676
2 Réaliser un herbier 678
3 Les T.I.P.E. (Travaux d'Initiative Personnelle Encadrés) 680
4 Comment organiser ses révisions 683
5 Comment gérer l'oral 685
6 Réussir l'épreuve B du concours AGRO-VETO 687
7 Les dissections animales 690

Exercices corrigés

Corrigés des exercices des chapitres 1 à 19 693

Bibliographie 733

Index 735

Pour bien utiliser

Le cours



Genèse et propagation du message nerveux

CHAPITRE 12

Plan

12.1 Organisation globale de la commande d'un muscle strié squelettique
12.2 Genèse d'un message nerveux et excitabilité cellulaire
12.3 Potentiels électrotoniques, sommations et intégration
12.4 Conduction du message nerveux par un axone

Introduction

Nous avons montré au chapitre 10 que l'unité d'un organisme repose sur l'existence de corrélations de deux types selon la nature du messager. Ce chapitre est consacré au message nerveux.

- Comment ce message est-il engendré ?
- Par quelles cellules ?
- Par quels processus, structuraux, biochimiques ?
- Comment ce message est-il conduit jusqu'à sa cible ?

Nous répondrons à ces questions en nous plaçant à l'échelle du neurone, en associant structures à diverses échelles et fonctions (§ 12.2, 12.3 et 12.4). Nous commençons par situer les diverses structures mises en jeu à l'échelle de l'organisme.

12.1 ORGANISATION GLOBALE DE LA COMMANDE D'UN MUSCLE STRIÉ SQUELETTIQUE

12.1.1 Diverses structures mises en jeu dans cette commande

Voir TP5, § 5.1.2 et 5.1.3

Elles sont résumées par la figure 12.1 et reprennent des éléments définis dans le TP5. Elles appartiennent au système nerveux « somatique », « volontaire » (encart 10.2). Lors d'un mouvement volontaire, le message « ordre de se contracter » reçu par un muscle naît dans les aires motrices des hémisphères cérébraux. Il est ensuite conduit par des voies descendantes empruntant le tronc cérébral et la moelle épinière. À ce niveau, des synapses sont établies entre les fibres descendantes et les motoneurones. Leur axone véhicule le message jusqu'à l'unité motrice *via* des synapses ou jonctions neuromusculaires.
La figure 12.1 comporte aussi d'autres structures, appartenant notamment au système cardio-vasculaire, que nous verrons intervenir dans les chapitres 16 à 19.

12.1.2 Schéma structuro-fonctionnel de la commande

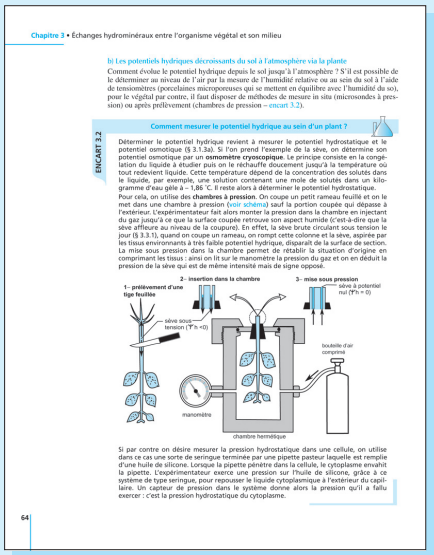
La figure 12.2 précise les données précédentes. Lors de la commande et de l'exécution du mouvement, les dendrites du motoneurone et son corps cellulaire reçoivent de nombreuses afférences en provenance de régions variées. Une première étape consiste en l'intégration par le corps cellulaire (§ 12.3) des signaux transmis par ces voies. De cette opération, naît un message engendré par le segment initial (§ 12.2 et 12.3). Ce message est ensuite conduit par l'axone (§ 12.4). La propagation du message à l'échelle d'une chaîne de neurones comporte sa conduction et sa transmission par l'intermédiaire des synapses. Ce dernier aspect a déjà été abordé dans les chapitres 10 et 11 et sera complété dans le chapitre 14.

331

- La page d'entrée de chapitre présente le plan ainsi que l'introduction du cours.
- Le cours aborde toutes les notions du programme de façon structurée afin d'en faciliter la lecture. Il est illustré par de très nombreux schémas et tableaux.

Les encarts ponctuent le cours en apportant des informations complémentaires. De quatre types différents, ils peuvent :

- Apporter une précision sur un point ou un élément précis du cours.
- Exposer une technique ou un protocole.
- Donner des informations historiques sur des découvertes importantes.
- Présenter des exemples de pathologies liées aux notions abordées.



Chapitre 3 • Échanges hydrominéraux entre l'organisme végétal et son milieu

b) Les potentiels hydriques décroissants du sol à l'atmosphère via la plante

Comment évolue le potentiel hydrique depuis le sol jusqu'à l'atmosphère ? S'il est possible de le déterminer au niveau de l'air par la mesure de l'humidité relative ou au sein du sol à l'aide de tensiomètres (porcelaines microporeuses qui se mettent en équilibre avec l'humidité du sol), pour le végétal par contre, il faut disposer de méthodes de mesure in situ (microsondes à pression) ou après prélèvement (chambres de pression – encart 3.2).

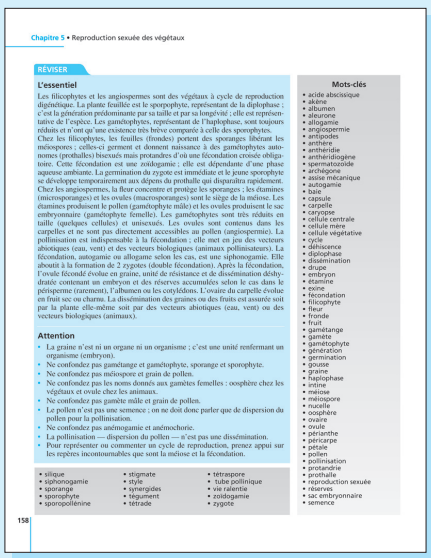
ENCART 3.2

Comment mesurer le potentiel hydrique au sein d'un plant ?

Déterminer le potentiel hydrique revient à mesurer le potentiel hydrostatique et le potentiel osmotique (§ 3.1.3a). Si l'on prend l'exemple de la sève, on détermine son potentiel osmotique par un **osmomètre cryoscopique**. Le principe consiste en la congélation du liquide à étudier puis on le réchauffe doucement jusqu'à la température où tout redevient liquide. Cette température dépend de la concentration des solutés dans le liquide, par exemple, une solution contenant une mole de solutés dans un kilogramme d'eau gèle à – 1,86 °C. Il reste alors à déterminer le potentiel hydrostatique.
Pour cela, on utilise des **chambres à pression**. On coupe un petit rameau feuillé et on le met dans une chambre à pression (voir schéma) sauf la portion coupée qui dépasse à l'extérieur. L'expérimentateur fait alors monter la pression dans la chambre en injectant du gaz jusqu'à ce que la surface coupée retrouve son aspect humide (c'est-à-dire que la sève affleure au niveau de la coupure). En effet, la sève brute circulant sous tension le jour (§ 3.3.1), quand on coupe un rameau, on rompt cette colonne et la sève, aspirée par les tissus environnants à très faible potentiel hydrique, disparaît de la surface de section. La mise sous pression dans la chambre permet de rétablir la situation d'origine en comprimant les tissus : ainsi on lit sur le manomètre la pression du gaz et on en déduit la pression de la sève qui est de même intensité mais de signe opposé.

Si par contre on désire mesurer la pression hydrostatique dans une cellule, on utilise dans ce cas une sorte de seringue terminée par une pipette pasteur laquelle est remplie d'une huile de silicone. Lorsque la pipette pénètre dans la cellule, le cytoplasme envahit la pipette. L'expérimentateur exerce une pression sur l'huile de silicone, grâce à ce système de type seringue, pour repousser le liquide cytoplasmique à l'extérieur du capillaire. Un capteur de pression dans le système donne alors la pression qu'il a fallu exercer : c'est la pression hydrostatique du cytoplasme.

64



Chapitre 5 • Reproduction sexuée des végétaux

RÉVISER

L'essentiel

Les filicophytes et les angiospermes sont des végétaux à cycle de reproduction diplohaplique. La plante feuillée est le sporophyte, représentant de la diplophase ; c'est la génération prédominante par sa taille et par sa longévité ; elle est représentative de l'espèce. Les gamétophytes, représentant de l'haplophase, sont toujours réduits et n'ont qu'une existence très brève comparée à celle des sporophytes.
Chez les filicophytes, les feuilles (frondes) portent des sporanges libérant les méiospores ; celles-ci germent et donnent naissance à des gamétophytes autonomes (prothalles) bisexués mais protandres d'où une fécondation croisée obligatoire. Cette fécondation est une zoïdogamie ; elle est dépendante d'une phase aqueuse ambiante. La germination du zygote est immédiate et le jeune sporophyte se développe temporairement aux dépens du prothalle qui disparaîtra rapidement.
Chez les angiospermes, la fleur concentre et protège les sporanges ; les étamines (microsporanges) et les ovules (macrosporanges) sont le siège de la méiose. Les étamines produisent le pollen (gamétophyte mâle) et les ovules produisent le sac embryonnaire (gamétophyte femelle). Les gamétophytes sont très réduits en taille (quelques cellules) et unisexués. Les ovules sont contenus dans les carpelles et ne sont pas directement accessibles au pollen (angiospermie). La pollinisation est indispensable à la fécondation ; elle met en jeu des vecteurs abiotiques (eau, vent) et des vecteurs biologiques (animaux pollinisateurs). La fécondation, autogamie ou allogame selon les cas, est une siphonogamie. Elle aboutit à la formation de 2 zygotes (double fécondation). Après la fécondation, l'ovule fécondé évolue en graine, unité de résistance et de dissémination désydratée contenant un embryon et des réserves accumulées selon le cas dans le périsperme (rarement), l'albumen ou les cotylédons. L'ovaire du carpelle évolue en fruit sec ou charnu. La dissémination des graines ou des fruits est assurée soit par la plante elle-même soit par des vecteurs abiotiques (eau, vent) ou des vecteurs biologiques (animaux).

Attention

- La graine n'est ni un organe ni un organisme ; c'est une unité renfermant un organisme (embryon).
- Ne confondez pas gamétange et gamétophyte, sporange et sporophyte.
- Ne confondez pas méiosporee et grain de pollen.
- Ne confondez pas les noms donnés aux gamètes femelles : oosphère chez les végétaux et ovule chez les animaux.
- Ne confondez pas gamète mâle et grain de pollen.
- Le pollen n'est pas une semence ; on ne doit donc parler que de dispersion du pollen pour la pollinisation.
- Ne confondez pas anémogamie et anémochorie.
- La pollinisation — dispersion du pollen — n'est pas une dissémination.
- Pour représenter ou commenter un cycle de reproduction, prenez appui sur les repères incontournables que sont la méiose et la fécondation.

Mots-clés

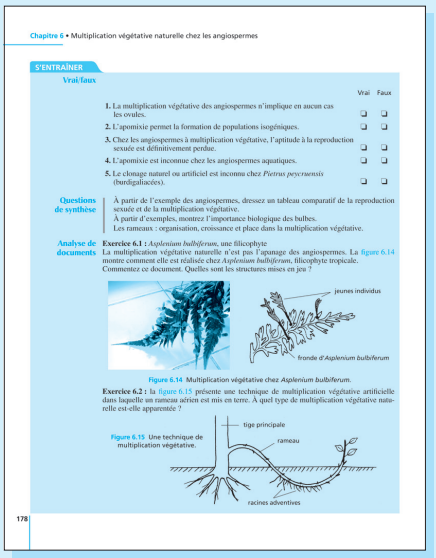
- acide abscissique
- akène
- albumen
- aleurone
- allogamie
- angiospermie
- antipodes
- anthère
- antheridie
- antheridiogène
- spermatozoïde
- archégone
- assise mécanique
- autogamie
- baie
- capsule
- carpelle
- caryopse
- cellule centrale
- cellule mère
- cellule végétative
- cycle
- déhiscence
- diplophase
- dissémination
- drupe
- embryon
- étamine
- exine
- fécondation
- filicophyte
- fleur
- fronde
- fruit
- gamétange
- gamète
- gamétophyte
- génération
- germination
- gousse
- graine
- haplophase
- intine
- méiose
- méiospore
- nucelle
- oosphère
- ovaire
- ovule
- périanthe
- péricarpe
- pétale
- pollen
- pollinisation
- protandrie
- prothalle
- reproduction sexuée
- réserves
- sac embryonnaire
- semence
- silique
- siphonogamie
- sporange
- sporophyte
- sporopollénine
- stigmate
- style
- synergides
- tégument
- tétrade
- tétraspore
- tube pollinique
- vie ralentie
- zoïdogamie
- zygote

158

La partie révision comportant un résumé avec une figure de synthèse, les mots-clés ainsi qu'une rubrique de mise en garde sur les erreurs à ne pas commettre, permet à l'étudiant de vérifier qu'il a bien assimilé le cours.

cet ouvrage

La partie s'entraîner propose des tests de connaissances, des sujets de synthèse ainsi que des analyses de documents pour mettre en application les notions acquises. Les corrigés détaillés de cette partie sont regroupés en fin d'ouvrage.


Chapitre 6 • Multiplication végétative naturelle chez les angiospermes

S'ENTRAÎNER

Vrai/faux

	Vrai	Faux
1. La multiplication végétative des angiospermes n'implique en aucun cas les ovules.	❑	❑
2. L'apomixie permet la formation de populations isogéniques.	❑	❑
3. Chez les angiospermes à multiplication végétative, l'aptitude à la reproduction sexuée est définitivement perdue.	❑	❑
4. L'apomixie est inconnue chez les angiospermes aquatiques.	❑	❑
5. Le clonage naturel ou artificiel est inconnu chez *Pietrus peycruensis* (burdigaliacées).	❑	❑

Questions de synthèse

À partir de l'exemple des angiospermes, dressez un tableau comparatif de la reproduction sexuée et de la multiplication végétative.
À partir d'exemples, montrez l'importance biologique des bulbes.
Les rameaux : organisation, croissance et place dans la multiplication végétative.

Analyse de documents

Exercice 6.1 : *Asplenium bulbiferum*, une filicophyte
La multiplication végétative naturelle n'est pas l'apanage des angiospermes. La figure 6.14 montre comment elle est réalisée chez *Asplenium bulbiferum*, filicophyte tropicale. Commentez ce document. Quelles sont les structures mises en jeu ?

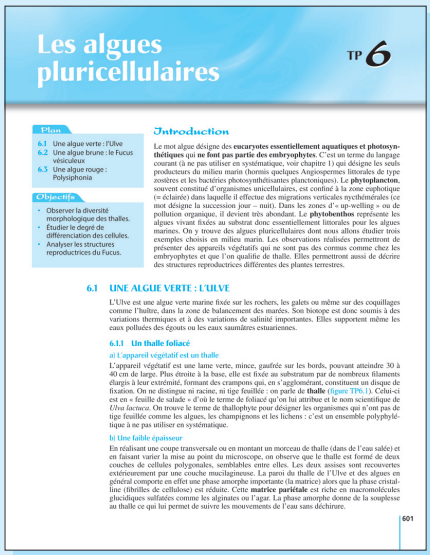
Figure 6.14 Multiplication végétative chez *Asplenium bulbiferum*.

Exercice 6.2 : la figure 6.15 présente une technique de multiplication végétative artificielle dans laquelle un rameau aérien est mis en terre. À quel type de multiplication végétative naturelle est-elle apparentée ?

Figure 6.15 Une technique de multiplication végétative.

178

Les TP


Les algues pluricellulaires

TP 6

Plan

6.1 Une algue verte : l'Ulve
6.2 Une algue brune : le Fucus vésiculeux
6.3 Une algue rouge : Polysiphonia

Objectifs

- Observer la diversité morphologique des thalles.
- Étudier le degré de différenciation des cellules.
- Analyser les structures reproductrices du Fucus.

Introduction

Le mot algue désigne des **eucaryotes essentiellement aquatiques et photosynthétiques** qui **ne font pas partie des embryophytes**. C'est un terme du langage courant (à ne pas utiliser en systématique, voir chapitre 1) qui désigne les seuls producteurs du milieu marin (hormis quelques Angiospermes littorales de type zostères et les bactéries photosynthétisantes planctoniques). Le **phytoplancton**, souvent constitué d'organismes unicellulaires, est confiné à la zone euphotique (= éclairée) dans laquelle il effectue des migrations verticales nycthémérales (ce mot désigne la succession jour – nuit). Dans les zones d'« up-welling » ou de pollution organique, il devient très abondant. Le **phytobenthos** représente les algues vivant fixées au substrat donc essentiellement littorales pour les algues marines. On y trouve des algues pluricellulaires dont nous allons étudier trois exemples choisis en milieu marin. Les observations réalisées permettront de présenter des appareils végétatifs qui ne sont pas des cormus comme chez les embryophytes et que l'on qualifie de thalle. Elles permettront aussi de décrire des structures reproductrices différentes des plantes terrestres.

6.1 UNE ALGUE VERTE : L'ULVE

L'Ulve est une algue verte marine fixée sur les rochers, les galets ou même sur des coquillages comme l'huître, dans la zone de balancement des marées. Son biotope est donc soumis à des variations thermiques et à des variations de salinité importantes. Elles supportent même les eaux polluées des égouts ou les eaux saumâtres estuariennes.

6.1.1 Un thalle foliacé

a) L'appareil végétatif est un thalle

L'appareil végétatif est une lame verte, mince, gaufrée sur les bords, pouvant atteindre 30 à 40 cm de large. Plus étroite à la base, elle est fixée au substratum par de nombreux filaments élargis à leur extrémité, formant des crampons qui, en s'agglomérant, constituent un disque de fixation. On ne distingue ni racine, ni tige feuillée : on parle de **thalle** (figure TP6.1). Celui-ci est en « feuille de salade » d'où le terme de foliacé qu'on lui attribue et le nom scientifique de *Ulva lactuca*. On trouve le terme de thallophyte pour désigner les organismes qui n'ont pas de tige feuillée comme les algues, les champignons et les lichens : c'est un ensemble polyphylétique à ne pas utiliser en systématique.

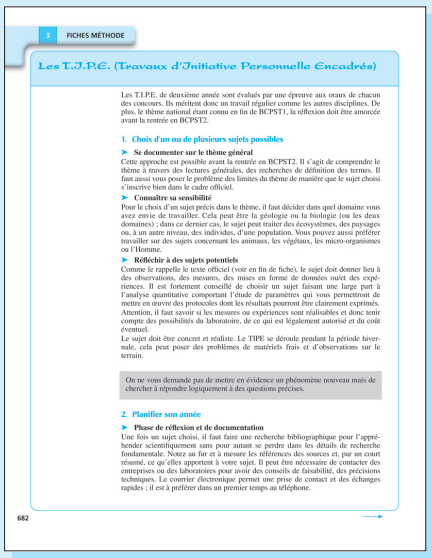
b) Une faible épaisseur

En réalisant une coupe transversale ou en montant un morceau de thalle (dans de l'eau salée) et en faisant varier la mise au point du microscope, on observe que le thalle est formé de deux couches de cellules polygonales, semblables entre elles. Les deux assises sont recouvertes extérieurement par une couche mucilagineuse. La paroi du thalle de l'Ulve et des algues en général comporte en effet une phase amorphe importante (la matrice) alors que la phase cristalline (fibrilles de cellulose) est réduite. Cette **matrice pariétale** est riche en macromolécules glucidiques sulfatées comme les alginates ou l'agar. La phase amorphe donne de la souplesse au thalle ce qui lui permet de suivre les mouvements de l'eau sans déchirure.

601

Très illustrés, ils sont regroupés en fin d'ouvrage. Le plan et les objectifs sont clairement énoncés.

Les fiches méthodes


3 FICHES MÉTHODE

Les T.I.P.E. (Travaux d'Initiative Personnelle Encadrés)

Les T.I.P.E. de deuxième année sont évalués par une épreuve aux oraux de chacun des concours. Ils méritent donc un travail régulier comme les autres disciplines. De plus, le thème national étant connu en fin de BCPST1, la réflexion doit être amorcée avant la rentrée en BCPST2.

1. Choix d'un ou de plusieurs sujets possibles

➤ Se documenter sur le thème général

Cette approche est possible avant la rentrée en BCPST2. Il s'agit de comprendre le thème à travers des lectures générales, des recherches de définition des termes. Il faut aussi vous poser le problème des limites du thème de manière que le sujet choisi s'inscrive bien dans le cadre officiel.

➤ Connaître sa sensibilité

Pour le choix d'un sujet précis dans le thème, il faut décider dans quel domaine vous avez envie de travailler. Cela peut être la géologie ou la biologie (ou les deux domaines) ; dans ce dernier cas, le sujet peut traiter des écosystèmes, des paysages ou, à un autre niveau, des individus, d'une population. Vous pouvez aussi préférer travailler sur des sujets concernant les animaux, les végétaux, les micro-organismes ou l'Homme.

➤ Réfléchir à des sujets potentiels

Comme le rappelle le texte officiel (voir en fin de fiche), le sujet doit donner lieu à des observations, des mesures, des mises en forme de données ou/et des expériences. Il est fortement conseillé de choisir un sujet faisant une large part à l'analyse quantitative comportant l'étude de paramètres qui vous permettront de mettre en œuvre des protocoles dont les résultats pourront être clairement exprimés. Attention, il faut savoir si les mesures ou expériences sont réalisables et donc tenir compte des possibilités du laboratoire, de ce qui est légalement autorisé et du coût éventuel.
Le sujet doit être concret et réaliste. Le TIPE se déroule pendant la période hivernale, cela peut poser des problèmes de matériels frais et d'observations sur le terrain.

On ne vous demande pas de mettre en évidence un phénomène nouveau mais de chercher à répondre logiquement à des questions précises.

2. Planifier son année

➤ Phase de réflexion et de documentation

Une fois un sujet choisi, il faut faire une recherche bibliographique pour l'appréhender scientifiquement sans pour autant se perdre dans les détails de recherche fondamentale. Notez au fur et à mesure les références des sources et, par un court résumé, ce qu'elles apportent à votre sujet. Il peut être nécessaire de contacter des entreprises ou des laboratoires pour avoir des conseils de faisabilité, des précisions techniques. Le courrier électronique permet une prise de contact et des échanges rapides ; il est à préférer dans un premier temps au téléphone.

682

Elles regroupent des conseils pour bien aborder l'année des concours : bien s'y préparer pendant les vacances, organiser les TIPE…

Le cahier couleur de 32 pages présente de nombreuses photos de fleurs et de fruits, ainsi que des préparations microscopiques animales et végétales.

Abréviations

ABA : acide abscissique
ACh : Acétylcholine
AChE : Acétylcholine estérase
ACTH : *Adreno-CorticoTropic Hormone*
Ad : adrénaline
ADH : hormone antidiurétique
ADN : acide désoxyribonucléique
ADP : adénosine diphosphate
AIA : auxine naturelle, acide indolyl-acétique
AIG : auto-incompatibilité gamétophytique
AIS : auto-incompatibilité sporophytique
AMP : adénosine monophosphate
AMP_c : adénosine monophosphate cyclique
A.N. : application numérique
ARN : acide ribonucléique
ATP : adénosine triphosphate
bpm : battements par minute
Cav : canaux calciques lents
CICR : *calcium-induced calcium release*, libération de calcium induite par le calcium
CK : cytokinine
CRH : Corticotropin Releasing Hormone
DAG : diacylglycérol
$\Delta\mu H^+$: différence de potentiel électrochimique de protons (force proton-motrice)
DHPR : récepteurs à la dihydropyridine
ECG : électrocardiogramme
EDTA : acide éthylène diamine tétra acétique
E'^0 : potentiel redox standard
EGR : échanges gazeux respiratoires
FC : fréquence cardiaque
GABA : acide gamma-amino-butyrique
GDP : guanosine diphosphate
GMPc : guanosine monophosphate cyclique
GRK : *G protein coupled receptor kinase*
GTP : guanosine triphosphate
HDAC : histone désacétylase
HAT : histone acétyltransférase
HRE : *Hormone Response Element*
IP_3 : inositol trisphosphate
mAChR : récepteur muscarinique à l'acétylcholine
MLC : chaîne légère de la myosine
nAChR : récepteur nicotinique à l'acétylcholine
NAD : nicotinamide-adénine-dinucléotide
NADP : nicotinamide-adénine-dinucléotide-phosphate
NAV : nœud auriculo-ventriculaire
NcoR : corépresseur
no : nombre d'oxydation
NO : oxyde nitrique
NorAd : noradrénaline
NSA : nœud sino-auriculaire
PAD : pression artérielle différentielle
PAM : pression artérielle moyenne
PD : pression diastolique
Pi : phosphate inorganique ou encore orthophosphate
PIP2 : phosphatidylinositol bisphosphate
PKA : protéine kinase AMP_c dépendante
PKG : protéine kinase GMPc dépendante
PPM : potentiel de plaque motrice
PPMm : potentiel de plaque motrice miniature
PPS : potentiel postsynaptique
PPSE : potentiel post-synaptique excitateur
PPSI : potentiel post-synaptique inhibiteur
PS : pression systolique
RCPG : récepteur couplé à la protéine G
RPT : résistance périphérique totale
RyR : récepteurs à la ryanodine
7 TM : 7 hélices α transmembranaires : récepteurs heptahélicoïdaux
SNAP : *Soluble N-ethylmaleimide sensitive factor attachment protein*
SNARE : récepteur de SNAP
SNC : système nerveux central
T_3 : triiodothyronine, hormone thyroïdienne
TEA : ions tétra-éthyl-ammonium
TNC : sous-unité C de la troponine
TNI : sous-unité I de la troponine
TNT : sous-unité T de la troponine
TTX : tétrodotoxine
Vd : voltage dépendant
V_M : potentiel de membrane
$V_{rep.}$: potentiel de repos
VO_2 max : volume maximum d'oxygène disponible
VS : volume d'éjection systolique

Partie 2

Biologie des organismes

La diversité du vivant

CHAPITRE 1

Plan

1.1 La phylogénie : concepts, outils et méthodes
1.2 La classification du vivant

Introduction

La diversité du vivant est une expérience quotidienne qui s'observe à plusieurs échelles : celle des écosystèmes (depuis les pôles jusqu'à l'équateur et du cœur des continents aux océans), celle des espèces : on a décrit quelques 1,7 million d'espèces sur le globe mais l'inventaire est incomplet et les évaluations donnent des estimations de plusieurs millions (voire dizaine de millions). Enfin à l'intérieur même d'une espèce, la diversité des allèles est grande : il existe quelques 2 000 variétés de pommes par exemple !

Dans le programme de cours et de travaux pratiques de 1re et 2e année, divers exemples d'organismes ont été étudiés. L'objectif de ce chapitre d'étudier les parentés entre organismes vivants grâce à une classification phylogénétique c'est-à-dire une classification qui montre les liens de parenté entre les taxons (un taxon est un groupe d'êtres vivants qui possède un ancêtre commun exclusif donc un groupe qualifié de monophylétique).

• Quels sont les critères de la classification phylogénétique du vivant ?

Nous verrons d'abord les aspects théoriques de la classification phylogénétique, puis quels sont les critères utilisables en phylogénie et comment ils sont utilisés. Les connaissances acquises en cours et TP (BCPST1 et BCPST2) seront ensuite utilisées pour proposer un aperçu de la classification du vivant montrant ainsi les parentés à établir entre les êtres vivants.

1.1 LA PHYLOGÉNIE : CONCEPTS, MÉTHODES ET OUTILS

1.1.1 La notion d'espèce, support de l'étude de la diversité

a) Classer le vivant

Dès le plus jeune âge, nous apprenons à distinguer un chat d'un chien ou d'un renard. Nous appelons chien, des individus très différents en taille, couleur de pelage alors même que nous donnons un autre nom, renard, à des individus proches. La notion d'**espèce** est donc, à l'origine, une notion intuitive.

Depuis Carl von Linné (1707-1778), les scientifiques nomment les individus d'une même espèce par un nom de genre suivi d'un nom d'espèce : c'est la **nomenclature binominale.** Elle utilise le Latin, langue parlée au XVIe siècle dans les pays européens et qui représentait la langue commune pour les scientifiques. Ainsi le chien est désigné par *Canis familiaris*, le renard par *Vulpes vulpes* et le hêtre est nommé *Fagus sylvatica*. Les espèces ont été rangées depuis cette époque dans sept niveaux hiérarchiques : règne, embranchement, classe, ordre, famille, genre et espèce (figure 1.1) que l'on appelle rangs formels.

Dans le programme, des exemples sont vus en TP : l'embranchement des mollusques avec les classes des lamellibranches (moule) et des gastéropodes (escargot), l'embranchement des arthropodes avec les classes des insectes (criquet) et des crustacés (écrevisse), embranchement des vertébrés avec les classes de mammifères (souris) et d'amphibiens (grenouille), l'embranchement des annélides, des plathelminthes et des némathelminthes. Chez les végétaux, on n'utilise pas le niveau de l'embranchement : en TP sont vues les classes des angiospermes, des pinophytes, des filicinées, des bryophytes.

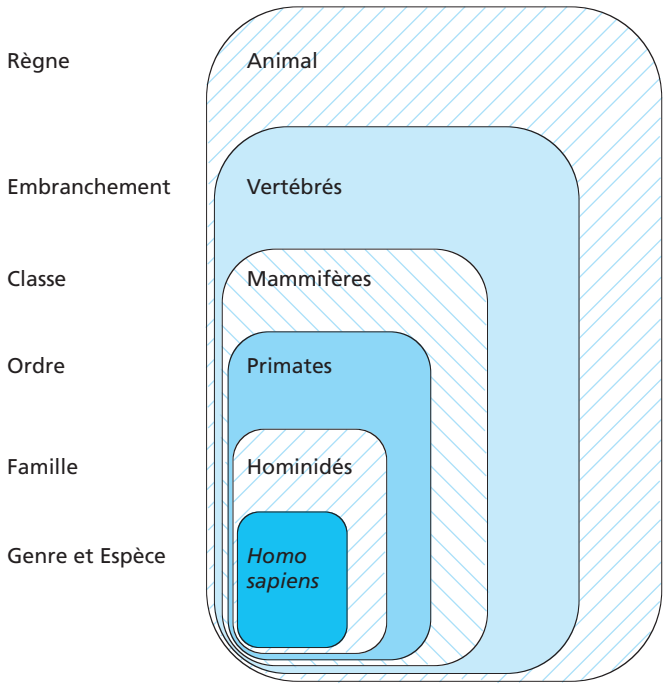


Figure 1.1 Les rangs formels.

Ainsi L'espèce humaine fait partie du règne animal, de l'embranchement des vertébrés, de la classe des mammifères, de l'ordre des primates, de la famille des hominidés et est nommée *Homo sapiens* (genre et espèce).

Depuis la mise au point de la **classification phylogénétique** (1950), cette hiérarchie est encore utilisée par tradition mais elle a perdu de son intérêt car elle est trop rigide. C'est la proximité dans l'arbre phylogénétique, comme on va le voir, qui indique l'apparentement et les nœuds renseignent sur la hiérarchie.

b) Reconnaître l'appartenance à une espèce

Une espèce regroupe sous le même nom un ensemble **monophylétique** d'individus qui, dans leur milieu naturel non perturbé, se reconnaissent comme partenaires sexuels et donnent une descendance féconde (G. Lecointre).

Pour que deux populations soient de la même espèce, il ne suffit pas qu'elles se ressemblent : les variations morphologiques peuvent être importantes au sein d'une même espèce (voir l'exemple du chien) et au contraire faible entre deux espèces. Les populations doivent en plus être capables de se reproduire entre elles pour donner une descendance fertile : c'est le critère d'interfécondité. Mais deux autres critères apparaissent dans la définition ci-dessus :

- d'abord le milieu de vie car toute perturbation peut entraîner des changements d'habitudes, de comportements qui peuvent être à l'origine de croisements entre espèces ;
- ensuite le temps : les individus de la même espèce ont un ancêtre commun (« ensemble monophylétique » de la définition) dont elles peuvent déjà légèrement différer.

Si la notion d'espèce paraît intuitivement simple, on voit que dans l'application elle est plus délicate (encart 1.1), en particulier chez les végétaux. Ainsi, chez les filicophytes, il existe de nombreux exemples d'hybridations interspécifiques associées éventuellement à des polyploïdisations ; le blé cultivé est un hexaploïde issu d'hybridation entre des ancêtres diploïdes.

Voir TP9, « Les filicophytes »

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

ENCART 1.1

Les critères d'appartenance à une espèce et l'évolution des idées

Les espèces ont d'abord été traditionnellement identifiées par rapport à un type morphologique que l'on pouvait trouver dans les muséums : si l'individu ressemblait suffisamment à ce type, il était de l'espèce. Cette approche de l'espèce est trop imprécise.

Ernst Mayr a précisé le concept d'espèce, au milieu du XXe siècle, de la manière suivante : « groupes de populations naturelles interfécondes, isolées du point de vue reproductif des autres groupes équivalents ». Cette définition fait intervenir le critère de la reproduction et non plus la ressemblance. Deux populations sont de la même espèce si elles peuvent donner une descendance fertile. Comme la reproduction sexuée entraîne un brassage génétique, l'espèce apparaît ainsi comme un pool génétique au sein duquel s'établissent des flux géniques. Des mécanismes d'isolement empêchent la procréation entre populations d'espèces distinctes. Il existe des exceptions comme la mule, issue du croisement entre un âne et une jument, mais elles sont stériles. Chez les végétaux, les barrières interspécifiques sont parfois plus fragiles et les hybrides ne sont pas rares.

Voir « Le brassage génétique », chapitre 8

En 1963, Ernst Mayr a rajouté à sa définition « et occupant une même niche écologique ». La niche écologique correspond à la manière dont les individus occupent leur milieu de vie. Le critère de séparation par la reproduction ne tient vraiment que si les milieux ne sont pas perturbés. En effet, dans le cas d'espèces très proches entre elles, séparées depuis peu, des croisements peuvent encore se produire lorsque le milieu est perturbé. Par exemple, le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*), le gardon (*Rutilus rutilus*), le chevaine (*Leuciscus cephalus*) et le toxostome (*Chondrostoma toxostoma*) sont des cyprinidés européens appartenant à des genres différents qui ne se croisent pas en condition normale. Lorsque le milieu est perturbé, par exemple dans des cas de baisse exceptionnelle du niveau des eaux des rivières, ils sont obligés de frayer aux mêmes endroits et donnent une descendance hybride fertile. Ainsi, l'intégrité des milieux naturels participe de fait aux critères de reconnaissance de l'espèce.

Pour englober plusieurs générations et donc passer d'une vision instantanée de l'espèce à une vision dans le temps, l'espèce peut être reconnue comme l'ensemble des organismes appartenant à une lignée phylogénétique définie par une combinaison unique d'états de caractères. Il s'agit donc d'un ensemble monophylétique.

c) Évaluer la biodiversité

Le terme de **biodiversité** est une contraction de diversité biologique. Il a été créé en 1986 et fait référence à la variété du monde vivant. Pour les mammifères et les oiseaux, l'inventaire est précis. Mais pour tous les autres groupes, il ne s'agit que d'évaluation. Les sytématiciens décrivent environ 15 000 espèces nouvelles par an (dont 62 % d'Insectes) (figure 1.2) mais dans le même temps de nombreuses espèces disparaissent.

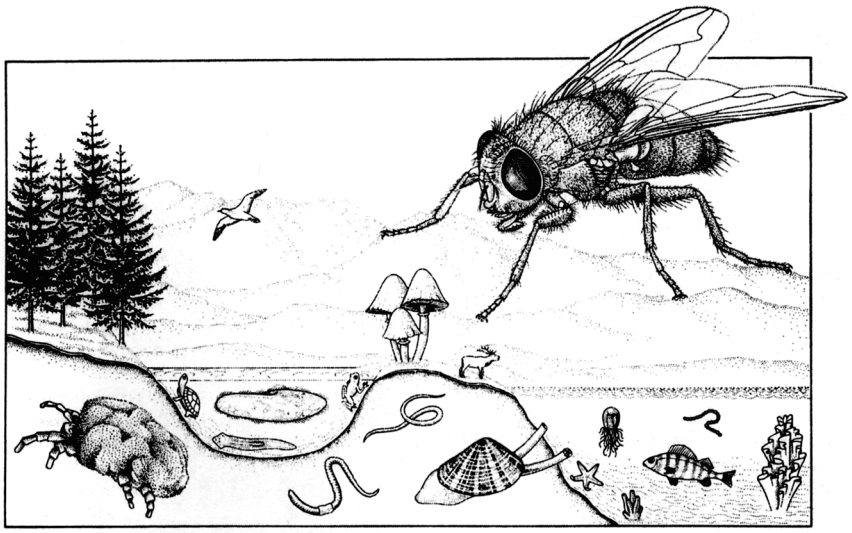
1.1.2 Organiser la diversité du vivant

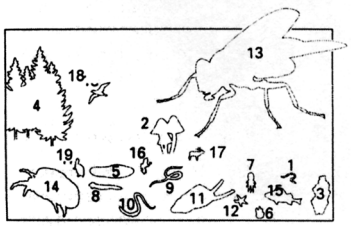
La diversité constatée masque les relations de parentés entre les êtres vivants. Pour rechercher celles-ci, l'étude des êtres vivants de l'échelle anatomique à l'échelle moléculaire est nécessaire.

a) Comparer les plans d'organisation

Chez les Métazoaires, la disposition des principaux organes et appareils les uns par rapport aux autres constitue le **plan d'organisation**. L'étude comparative des plans fournit de nombreux critères pour la systématique. Par exemple, si l'on compare la souris et l'écrevisse, toutes les deux vues en travaux pratiques, les différences semblent importantes :

- d'abord le squelette est interne (endosquelette) chez la souris alors qu'il est externe (exosquelette) chez l'écrevisse ;
- la souris présente quatre membres chiridiens, l'écrevisse une paire d'appendices par métamères ;
- cette métamérie est bien visible au niveau de l'abdomen de l'écrevisse ; chez la souris, la métamérie n'est décelable qu'au niveau de la colonne vertébrale (vertèbres et muscles associés) ;





1 Archées et Eubactéries
2 Eumycètes
3 « algues »
4 Embryophytes
5 Eucaryotes unicellulaires
6 Éponges
7 Cnidaires
8 Plathelminthes
9 Nématodes
10 Annélides
11 Mollusques
12 Echinodermes
13 Insectes
14 Arthropodes non Insectes
15 Téléostéens
16 Amphibiens
17 Mammifères
18 Oiseaux
19 Amniotes (sauf 17 et 18)

Figure 1.2 Importance relative des taxons.
La taille de chaque taxon dépend du nombre d'espèces inventoriées (*P.J. Gullan et P.S. Cranston,* The insects, an outline of entomology*, p.8, Chapmann & Hall, 1994).*

- le système nerveux de cette dernière est dorsal (épineurien), il est ventral chez l'écrevisse (hyponeurien) (figure 1.3) ;
- par contre, si on compare souris – écrevisse avec une paramécie et un bolet ce sont davantage les ressemblances entre les deux premiers qui apparaissent. Ces deux organismes présentent une symétrie bilatérale, une tête antérieure regroupant bouche et organes des sens…

En systématique, le milieu de vie n'est pas un critère à retenir a priori (baleine et hippopotame ont des plans d'organisation proche !) : l'opposition aquatique/aérien n'est pas utilisable (on connaît des crustacés vivants en milieu terrestre comme les cloportes).

Néanmoins, il faut être prudent dans les comparaisons de plans car il y a des tétrapodes sans pattes (serpents), des mammifères sans poils (cétacés) et des bilatériens sans tête (moule) : il s'agit alors d'une évolution secondaire régressive.

b) Comparer les développements embryonnaires

Dès la fin du XIXe siècle, Haeckel énonce que : « l'**ontogenèse** récapitule la **phylogenèse** ». L'ontogenèse est la réalisation d'une structure ou d'un organisme, depuis son origine jusqu'à l'état fonctionnel, la phylogenèse retrace la filiation, au cours des temps géologiques, d'une structure ou d'un organisme. Cette affirmation signifie que le **développement embryonnaire** et même post-embryonnaire présente un raccourci de l'évolution de la vie sur terre comme le passage de l'état

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

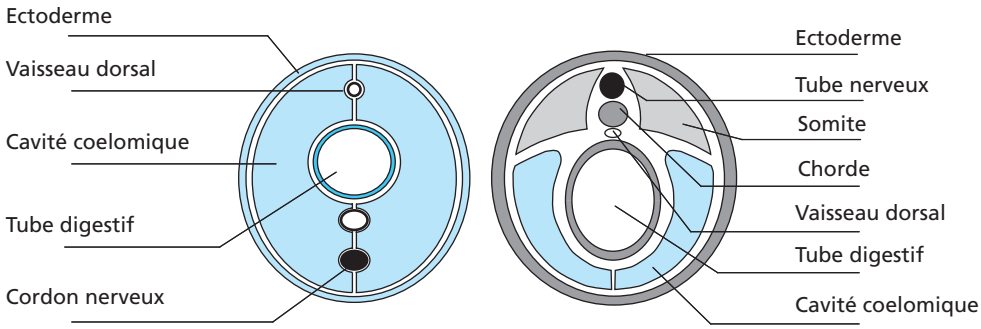


Figure 1.3 Comparaison hyponeurien – épineurien.

La coupe transversale de gauche correspond à une annélide comme le ver de terre. La coupe transversale de droite correspond au stade neurula d'un embryon d'amphibiens.

unicellulaire à pluricellulaire ; de deux (ecto et endoblaste) à trois feuillets (avec le mésoblaste) ; de la vie cantonnée au milieu aquatique à la vie terrestre (métamorphose de la grenouille). Cette affirmation n'est valable que dans les grandes lignes mais ce que Haeckel avait pressenti c'est que le développement embryonnaire est fondamental pour établir la classification du vivant. Ainsi, le nombre de feuillets embryonnaires va déterminer deux groupes chez les métazoaires : les diblastiques (ou diploblastiques) mettent en place deux feuillets au cours de l'embryogenèse alors que les triblastiques (triploblastiques) mettent en place trois feuillets. La première ouverture de l'embryon, selon qu'elle sera à l'origine de la bouche ou de l'anus, va déterminer deux groupes au sein des triblastiques : respectivement, les protostomiens et les deutérostomiens. La présence d'une **chorde**, au moins pendant l'embryogenèse, rassemble ainsi tout un taxon : les chordés.

c) Comparer les séquences moléculaires

Les systématiciens ont également recours à des méthodes d'analyse moléculaire pour comparer les taxons et établir les phylogénies. Pour ce faire, ils comparent différentes molécules du vivant comme les ADN, les ARN ou les protéines. En effet, ADN, ARN et protéines sont des macromolécules, polymères dont les **monomères** sont agencés selon une **séquence** précise. Chaque monomère (nucléotides pour les ADN et les ARN ou acides aminés pour les protéines) peut être considéré comme un caractère. Il est alors possible de comparer les séquences chez plusieurs êtres vivants et de quantifier leur ressemblance par un simple pourcentage que l'on assimile à la distance génétique entre les deux taxons auxquels appartiennent les êtres vivants choisis (encart 1.2). Ainsi est-il possible de comparer les séquences de molécules communes à de nombreux êtres vivants (ex. : ARN ribosomique 18S, hémoglobine, gènes Hox). Le systématicien postule que si une même molécule est retrouvée chez deux êtres vivants, elle dérive de l'ancêtre commun à ces deux organismes ; les quantités de différences entre ces deux molécules sont d'autant plus importantes que les deux organismes ont divergé de leur ancêtre commun depuis longtemps.

1.1.3 Les méthodes de la classification phylogénétique

La **systématique** est la science des classifications biologiques. Elle est qualifiée de phylogénétique quand elle s'attache à dégager le degré de parenté entre les êtres vivants. Autrement dit, elle pose la question « qui est plus proche de qui ? » plutôt que « qui descend de qui ? » qui est une question généalogique correspondant à l'ancienne approche des classifications. C'est l'entomologiste Willi Hennig qui, dans un livre de 1950, a proposé la méthode actuellement utilisée et que l'on va exposer ci-dessous.

a) S'appuyer sur les homologies

En comparant les êtres vivants, on établit des différences mais aussi des ressemblances. Par exemple, si l'on compare l'aile d'oiseau et l'aile d'insecte, on constate qu'il s'agit de deux structures assurant la même fonction - le vol - mais aussi que leurs plans d'organisation respectifs

n'ont aucun rapport. L'**homologie** est le « discours sur les mêmes » *i.e.* des structures qui se correspondent dans le plan d'organisation. On dit que deux structures, organes sont homologues si elles ou ils ont dans l'organisme la même place, la même organisation globale et les mêmes connexions (osseuses, musculaires, vasculaires et nerveuses) avec les structures voisines ainsi qu'une même origine embryologique. Cela ne signifie ni qu'elles sont de physionomie identique ni qu'elles assurent obligatoirement les mêmes fonctions.

Sur le plan moléculaire, une séquence très proche (en acides aminés ou en nucléotides) est aussi un critère d'homologie. Les homologies sont considérées comme des innovations évolutives partagées : ce que l'on nomme des **synapomorphies**. Les ailes d'oiseau et d'insecte ne sont à l'évidence pas homologues mais elles exercent une fonction analogue. Une ressemblance qui n'est pas due à un ancêtre commun est qualifiée d'**homoplasie**. À l'inverse, l'aile d'oiseau est homologue de notre bras (ce sont deux membres chiridiens antérieurs) mais sa fonction n'est pas analogue (figure 1.4).

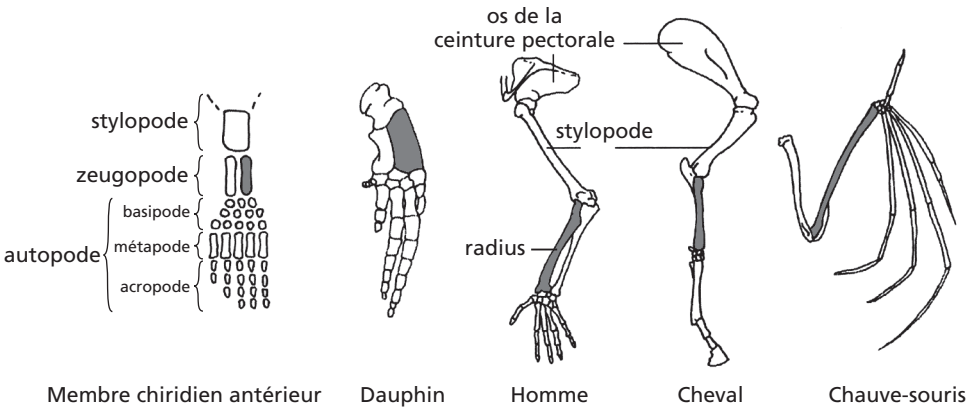


Figure 1.4 L'homologie des membres chiridiens.
Quatre types de membres antérieurs de mammifères sont représentés. Ils sont homologues car ils sont bâtis sur le modèle du membre chiridien (représenté à gauche) mais exercent des fonctions bien différentes.

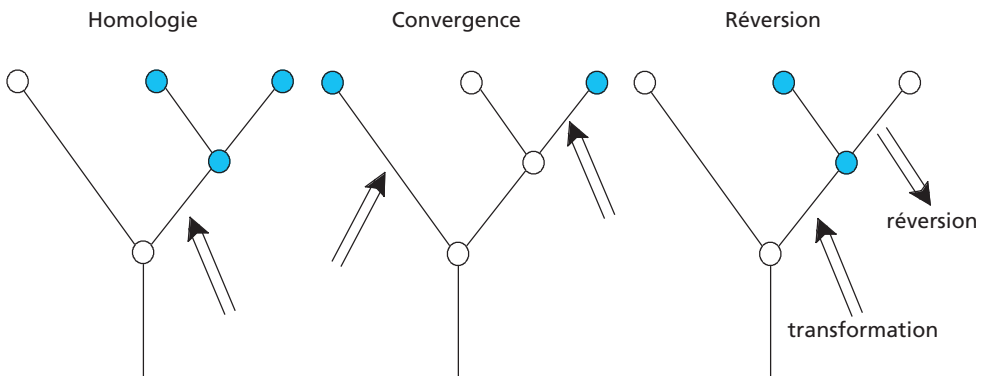


Figure 1.5 L'origine des ressemblances.
Le point bleu marque un état dérivé d'un caractère. Dans l'homologie, il est hérité d'un ancêtre commun. Dans la convergence, il apparaît deux fois indépendamment dans la lignée. Dans la réversion, il retrouve son caractère ancestral.

Une homoplasie peut résulter d'une convergence comme dans le cas des membres antérieurs de la taupe et de la première paire de pattes de la courtilière. Un autre exemple peut être pris chez les Ratites, oiseaux aux ailes atrophiées incapables de voler (autruche, émeu, kiwi). Un tel caractère

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

semble être homologue mais il a été démontré en Nouvelle-Zélande par l'étude d'une séquence d'ADN du génome mitochondrial que les kiwis néo-zélandais sont plus proches des ratites d'Australie que de l'oiseau fossile néo-zélandais nommé moa. Ceci conduit à admettre que la Nouvelle-Zélande a été colonisée une première fois par l'ancêtre des moas puis ultérieurement par l'ancêtre des kiwis. Or ces premiers colons étaient forcément ailés. On doit donc admettre qu'en Nouvelle-Zélande sont intervenus deux processus indépendants de perte des ailes, le premier dans la lignée de l'ancêtre des moas et le second dans la lignée de l'ancêtre des kiwis.
À côté de la convergence, l'homoplasie peut aussi résulter d'une réversion *i.e.* d'un retour à l'état ancestral ; en génétique, ce type d'évènement est qualifié de mutation reverse (figure 1.5).

b) Notion de caractères et polarisation des caractères

Le terme de caractère est appliqué à certains attributs des organismes pour lesquels on pense qu'il y a homologie. À titre d'exemples, la présence de cuticule, de mâchoires mais aussi l'homologie de certaines séquences d'ADN ou de protéines sont des caractères utilisés. On peut envisager plusieurs états d'un caractère : présence/absence, dimensions, positions… Pour établir la classification phylogénétique du vivant, on procède par étapes et de proche en proche : on classe toujours des échantillons du vivant et non pas le vivant dans son entier et d'un seul coup. Ceci détermine le choix des caractères à retenir selon leur pertinence vis-à-vis de la question posée et de l'échantillon. Par exemple, si on étudie le degré de parenté entre les ordres d'hexapodes, le nombre de paires de pattes ne sera pas un caractère intéressant puisque tous en possèdent trois paires ; par contre, le caractère « aile » est pertinent puisque selon les cas, les hexapodes possèdent une paire d'ailes, deux paires d'ailes ou en sont dépourvus (absence).
Polariser un état de caractère consiste à décider quel état du caractère est ancestral (ou primitif) et lequel (lesquels) des états est (sont) dérivé(s) *i.e.* dérive de la transformation de l'état ancestral. L'état dérivé est donc apparu plus récemment.
Pour polariser l'état d'un caractère, le scientifique s'appuie sur deux données essentielles (nommées critères de polarisation) que sont le développement embryonnaire et l'extra-groupe.

- Le développement embryonnaire : l'état qui donne naissance à l'autre est nécessairement primitif ou ancestral. Par exemple, le bourgeon épidermique des oiseaux préfigure l'écaille puis certains d'entre eux se transforment en plume : la plume semble dériver de l'écaille.
- La comparaison avec un **extra-groupe** : on choisit une espèce extérieure à l'échantillon à classer qui va constituer une référence dans la mesure où tous les caractères seront considérés chez elle comme à l'état primitif. Par exemple, on choisira un actinoptérygien (la truite) comme extra-groupe d'un échantillon de tétrapodes (vertébrés aériens). L'extra-groupe est un postulat, comme on en fait dans toutes les sciences. S'il est faux, le résultat sera faux. S'il est juste, le résultat a des chances d'être fiable. D'autre part, l'extra-groupe rattache l'échantillon à classer au reste de l'arbre de la vie ; on dit qu'il enracine le groupe étudié.

c) De la matrice de caractères à la construction d'un arbre

Disposant d'un échantillon d'espèces, on choisit un lot de caractères. Par convention, ceux-ci sont codés : l'état primitif est noté 0, l'état dérivé est noté 1. Ces valeurs sont alors disposées dans un tableau appelé **matrice de caractères** (tableau 1.1).

Tableau 1.1 Un exemple de matrice.

Les caractères sont codés comme suit : il y a absence de poumon alvéolé (0) ou présence de poumons alvéolés fonctionnels (1) ; les appendices pairs sont à insertion multiple aux ceintures (0) ou à insertion unique aux ceintures, (insertion dite « monobasale ») (1) ; il y a des nageoires impaires dorsales et caudales (0) ou il n'y a pas de nageoires impaires (1) ; il y a absence (0) ou présence (1) d'os vrai.

	Poumons alvéolés	Insertion des appendices pairs	Nageoires impaires	Os vrai
Extra-groupe : Requin	0	0	0	0
Thon	0	0	0	1
Vache	1	1	1	1
Dipneuste	1	1	0	1

L'extra-groupe étant mis sur le rameau externe, les autres espèces vont être mises à l'extrémité chacune d'un rameau. Pour répondre à la question « qui est plus proche de qui ? » avec quatre espèces (dont l'extra-groupe), il n'y a que trois arbres possibles à examiner. Pour choisir l'un des trois, on applique le principe de parcimonie : l'arbre doit nécessiter le moins d'hypothèses de transformation. Les hypothèses sont matérialisées sur les branches (figure 1.6).

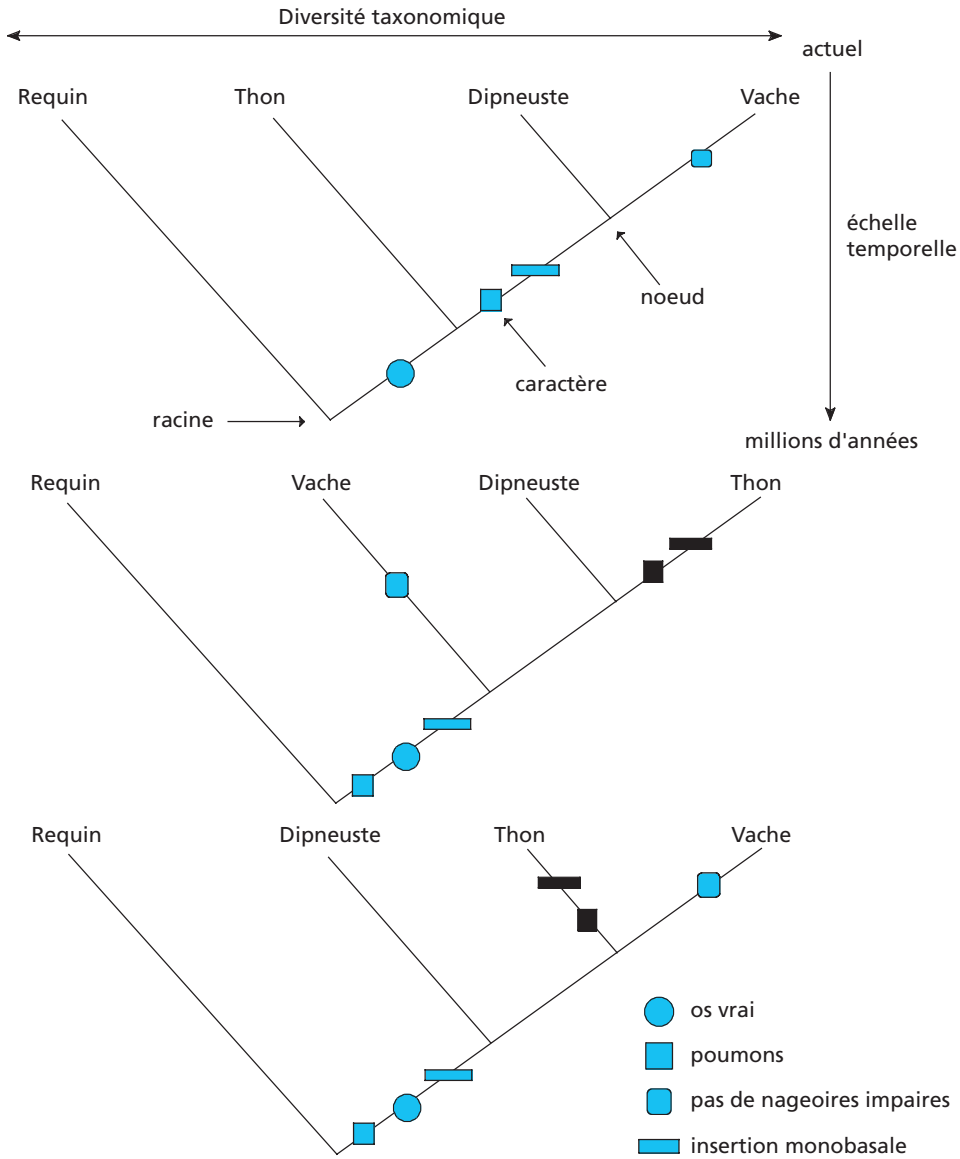


Figure 1.6 Les trois arbres possibles.

C'est l'arbre le plus parcimonieux qui est conservé : celui qui nécessite le moins d'hypothèses. Il montre que le Dipneuste est plus proche des mammifères (ensemble ils forment le taxon des sarcoptérygiens), que des thons (qui appartiennent aux actinoptérygiens). Le groupe « poisson » n'a pas d'ancêtre commun exclusif : il est paraphylétique (voir ci-après). En bleu l'état dérivé, en noir l'état ancestral.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

c) L'arbre permet de définir des groupes monophylétiques

L'arbre permet de définir des groupes qui partagent un état de caractère de manière exclusive. Celui-ci leur a été légué par un ancêtre commun hypothétique situé sur le nœud à la base du groupe. On nomme **clade,** ou **groupe monophylétique** (figure 1.7) l'ensemble formé par l'ancêtre commun exclusif et la totalité de ses descendants.

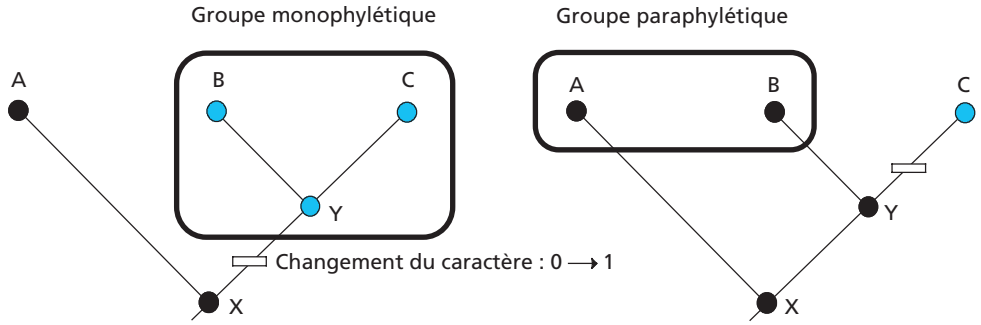


Figure 1.7 Groupes monophylétiques ou paraphylétiques.
La figure montre comment se positionnent les deux types de groupes sur un arbre. En bleu l'état dérivé, en noir l'état ancestral.

Les groupes non monophylétiques sont exclus d'une classification phylogénétique. Les **groupes paraphylétiques** sont des groupes dont l'ancêtre commun est aussi partagé avec d'autres groupes. Par exemple, l'ancêtre commun aux thons et aux dipneustes est aussi celui des mammifères : le groupe « poisson » comprend bien un ancêtre commun mais pas tous les descendants. Le groupe « poisson » est donc paraphylétique. les reptiles ont un attribut commun – l'amnios – mais il est partagé avec les mammifères et les oiseaux : le groupe « reptile » n'a donc pas d'existence phylogénétique. Les termes de poissons et reptiles peuvent être utilisés dans le langage courant mais pas en systématique. Les **groupes polyphylétiques** résultent d'une ressemblance qui n'est pas héritée d'un ancêtre commun. Par exemple, les algues forment un groupe polyphylétique dont les ressemblances résultent de convergences adaptatives au milieu aquatique. Les « animaux à sang chaud » forment aussi un groupe polyphylétique car ce caractère est apparu au moins deux fois chez les amniotes, chez les mammifères et chez les oiseaux.

ENCART 1.2

Cladistique et Phénétique



L'analyse **cladistique**, présentée ci-dessus, vise ainsi à reconstruire la phylogénie d'un taxon en distinguant, pour un caractère donné, l'état primitif de (ou des) l'état(s) dérivé(s). C'est une méthode qualitative où l'on inscrit sur les branches les modifications de caractères. L'arbre est alors appelé cladogramme. Une autre méthode, la **phénétique**, vise au contraire à quantifier la ressemblance générale entre organismes. Elle repose sur le postulat que le degré de ressemblance est corrélé au degré de parenté. Elle suppose donc de quantifier la ressemblance entre les êtres vivants à classer. Celle-ci est chiffrée sous forme de distances entre objets en comparant par exemple le nombre d'acides aminés différents, pour une molécule donnée, dans une collection d'espèces. Un arbre est construit par degrés relatifs de similitude.

L'arbre est alors appelé phénogramme. Prenons l'exemple (théorique) de la matrice de similitude réalisée sur quatre espèces pour une molécule donnée :

A	100			
B	80	100		
C	63	62	100	
D	62	61	74	100
	A	B	C	D

On peut alors appliquer différentes méthodes de reconstruction basées sur la distance entre les taxons. La plus simple est la méthode UPGMA (*Unweighted Pair Group Method using Averages*) ; son principe est le suivant :

1. regrouper les deux taxons les plus proches (ici A et B),

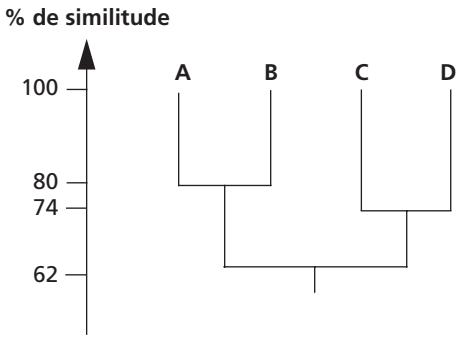
2. refaire une matrice de distance de taille *n*-1. Les taxons regroupés comptent (A et B dans notre exemple) pour un nouveau taxon d'ordre supérieur. La distance avec les autres taxons est simplement égale à la moyenne de la distance A/autre taxon et B/autre taxon.

A-B	100		
C	62,5	100	
D	61,5	74	100
	A-B	C	D

3. recommencer l'opération (à la première étape : 1) jusqu'à épuisement de l'échantillon d'espèces étudié.

A-B	100	
C-D	62	100
	A-B	C-D

On peut alors proposer l'arbre phylogénétique suivant où A et B sont des groupes frères ainsi que C et D :



Ces deux méthodes en se complétant, renforcent la validité des arbres obtenus. Par contre pour les fossiles, seule la méthode cladistique, qualitative, peut être utilisée.

1.2 LA CLASSIFICATION DU VIVANT

L'objectif n'est pas ici de donner toute la classification du vivant mais de comprendre sur quels critères les taxons étudiés sont classés et rapprochés.

1.2.1 Les trois domaines du vivant

Le terme de Procaryotes, utilisé pour décrire les organismes unicellulaires à ADN circulaire, ribosomes 70S, sans cytosquelette ni de flux membranaire, n'est pas utilisable en systématique. Il regroupe en effet deux domaines très différents du vivant, les Archées et les Eubactéries, comme l'a montré l'étude des phylogénies moléculaires de l'ARN ribosomique16S.

Les **eubactéries** présentent une monotonie de formes mais une grande diversité de métabolismes et des modes de vie (libre, parasite, symbionte comme dans le tube digestif). Leur paroi contient de l'acide muramique ; la traduction commence par la N-formylméthionine. Les cyanobactéries et le colibacille appartiennent aux Eubactéries.

Les **archées** sont souvent trouvées dans des environnements extrêmes : milieux anaérobies, hypersalés, hautes températures ou milieux très froids, grandes profondeurs. Les lipides membranaires ne s'organisent pas forcément en bicouche et c'est une liaison éther qui lie l'acide gras à l'alcool.

Voir chapitre 9, « La diversité des types trophiques »

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Enfin le troisième domaine du vivant est celui des **eucaryotes**. Ils sont constitués de cellules à noyau avec cytosquelette et mitochondries. Ils se divisent par mitose et présentent une sexualité. La figure 1.8 présente les trois domaines du vivant.

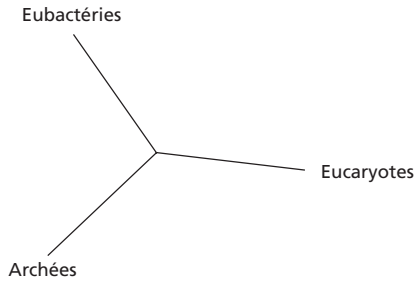


Figure 1.8 Les trois domaines du vivant.

1.2.2 Les lignées d'eucaryotes

Par endosymbiose, la cellule eucaryote a incorporé de manière stable des organites intervenants dans la gestion de l'énergie. Ainsi un organisme eucaryote photosynthétique possède trois génomes d'origines différentes :

- deux génomes d'origine eubactérienne contenus dans des mitochondries et des chloroplastes ;
- le génome nucléaire.

La cellule eucaryote actuelle est donc une chimère génétique.
Pour établir des lignées au sein des eucaryotes on s'est appuyé sur des phylogénies moléculaires des ARN ribosomiques18S/16S. Un certain nombre de termes utilisés classiquement en systématique ont du être abandonné car ils désignaient des groupes non monophylétiques (encart 1.5).
Un premier **(1)** critère est la possession d'un flagelle (uniconte) ou deux flagelles (biconte) pour les cellules libres qu'elles soient d'un organisme unicellulaire ou issues d'un organisme pluricellulaire (comme les spermatozoïdes de métazoaires par exemple). (figure 1.9)

a) Les Bicontes

Ils comprennent quatre taxons.
Deux regroupent des organismes unicellulaires :

- Les **rhizariens (2)** parmi lesquels se placent les foraminifères et les radiolaires dont les tests respectivement carbonatés et siliceux donnent des calcaires et des radiolarites.
- Les **excavobiontes (3)** avec comme exemples de représentants l'euglène et l'agent de la maladie du sommeil : le trypanosome. Ils possèdent des mitochondries à crêtes discoïdes.

Les deux autres taxons vont être plus importants à la fois vis-à-vis du programme et par le fait qu'ils englobent des représentants pluricellulaires :

- Les **chromoalvéolés (4).** On trouve divers unicellulaires formant le taxon des alvéolobiontes **(5)** comme les ciliés, les plasmodiums (agents du paludisme), caractérisés par des vésicules membranaires appelées alvéoles. Autres taxons, les haptophytes (qui portent des pièces calcaires sur leur exosquelette, appelées coccolithes, à l'origine des formations de craies) **(6).** Le principal taxon des chromoalvéolés est constitué par les **hétérochontes** ou **straménopiles (7)**. Leurs cellules mobiles portent des flagelles dissemblables. Le flagelle antérieur est couvert de poils tubulaires tripartites (= mastigonème) et le flagelle postérieur est lisse. Les autotrophes de cette lignée présentent des chloroplastes à quatre membranes dérivant d'une algue rouge endosymbiotique. Les 4 membranes sont (de l'extérieur vers l'intérieur) : la membrane de phagocytose, la membrane plasmique de l'algue rouge et les deux membranes du chloroplastes. Chez certaines espèces, un reste de noyau appelé nucléoïde est observable entre les deux membranes externes et les deux internes. Les hétérotrophes, qualifiés d'oomycètes, bien que filamenteux sont écartés des champignons vrais. Les phéophytes (dont le fucus), les diatomées, plasmopara (le mildiou de la vigne) sont des représentants de ce taxon.

Voir TP6, encart 6.1



Figure 1.9 Les eucaryotes.
Les numéros renvoient au texte.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

- La **lignée verte (8)** qui doit être divisée en deux :
  - **Les chlorobiontes (9)** : ceux-ci regroupent des taxons dont les pigments sont la chlorophylle a et b et dont l'amidon est intraplastidial. Les cellules flagellées possèdent des flagelles égaux. Parmi les organismes qui font partie de cette lignée, il faut citer chlamydomonas, les ulvophytes (dont l'ulve) et les embryophytes.
  - **Les rhodobiontes (10)** : ceux-ci regroupent des taxons dont les pigments sont la chlorophylle a et des phycobiliprotéines et dont l'amidon est extraplastidial. Il n'y a pas de cellules flagellées : les gamètes sont des protoplastes. Il s'agit des « algues rouges » dont un exemple du programme est Polysiphonia.

b) Les Unicontes

Hormis un taxon qui regroupe des unicellulaires comme les amibes **(11)**, le taxon principal est formé par les **opisthocontes (12)**. Ces organismes partagent des mitochondries à crêtes aplaties, le glycogène comme molécule de réserve, la présence de chitine et, pour les cellules concernées, un flagelle postérieur (c'est la traduction étymologique du terme opisthoconte) propulsant la cellule. Deux taxons importants et de même niveau y sont inclus : les **eumycètes (13)** ou champignons vrais (zygomycètes, basidiomycètes et ascomycètes) et les **métazoaires (14)** dont quelques caractères dérivés propres sont les protéines de la matrice extracellulaire (collagène, fibronectine) et la méiose donnant directement les gamètes avec une structure de spermatozoïde commune.

1.2.3 Les critères de la classification des Métazoaires

Dans les **métazoaires**, nous ne nous intéresserons qu'aux eumétazoaires laissant de côté des groupes d'éponges (figure 1.10). Les eumétazoaires**(1)** possèdent en propre des jonctions lacunaires, de vrais tissus soutenus par une lame basale avec une différenciation cellulaire donnant des cellules musculaires et des cellules nerveuses. Hormis les cnidaires **(2)** (anémones de mer, constructeurs de coraux) et quelques autres groupes mineurs, le taxon majeur des eumétazoaires est formé par les bilatériens **(3).** Ils présentent une symétrie bilatérale soulignée par trois axes de polarité. Un axe antéro-postérieur, parallèle au sens de déplacement, matérialisé par la bouche antérieurement et l'anus postérieurement, un axe dorso-ventral et la polarité proximo-distale. Lors du développement se met en place un troisième feuillet embryonnaire (triploblastie), le mésoderme, entre l'endoderme et l'ectoderme. Les eumétazoaires semblent être tous, à l'origine, cœlomates.

Les cœlomates sont divisés en **protostomiens (4)** et en **deutérostomiens (5)** selon qu'au cours de la gastrulation la première ouverture de l'embryon, le blastopore, donne la bouche (protostomiens) ou l'anus (deutérostomiens).

Les **protostomiens** ont un cœlome formé par schizocoelie c'est-à-dire par creusement des massifs mésodermiques. Le système nerveux est ventral : l'animal est dit hyponeurien. Quand il y a un squelette rigide, il est externe comme chez les arthropodes.

Les **deutérostomiens** ont un cœlome formé par entérocoelie c'est-à-dire que le mésoderme provient de la paroi de l'archentéron et donne naissance à une paire de vésicules cœlomiques. Le blastopore donne toujours l'anus. Dans notre programme, les deutérostomiens abordés sont épineuriens : le système nerveux est dorsal.

a) Les métazoaires protostomiens

Les protostomiens sont divisés en ecdysozoaires et en lophotrochozoaires.

➤ Les ecdysozoaires **(6)**

Pris dans un sens restrictif, les ecdysozoaires sont appelés aussi **cuticulates.** Ils regroupent, entre autres, les arthropodes et les nématodes (comme *Caenorhabditis elegans* ou l'ascaris). Ces taxons possèdent une épaisse cuticule en trois parties (épi, exo et endocuticule) et leur croissance nécessite des mues périodiques (ecdysis signifiant mue, la plupart des cuticulates sont des ecdysozoaires).

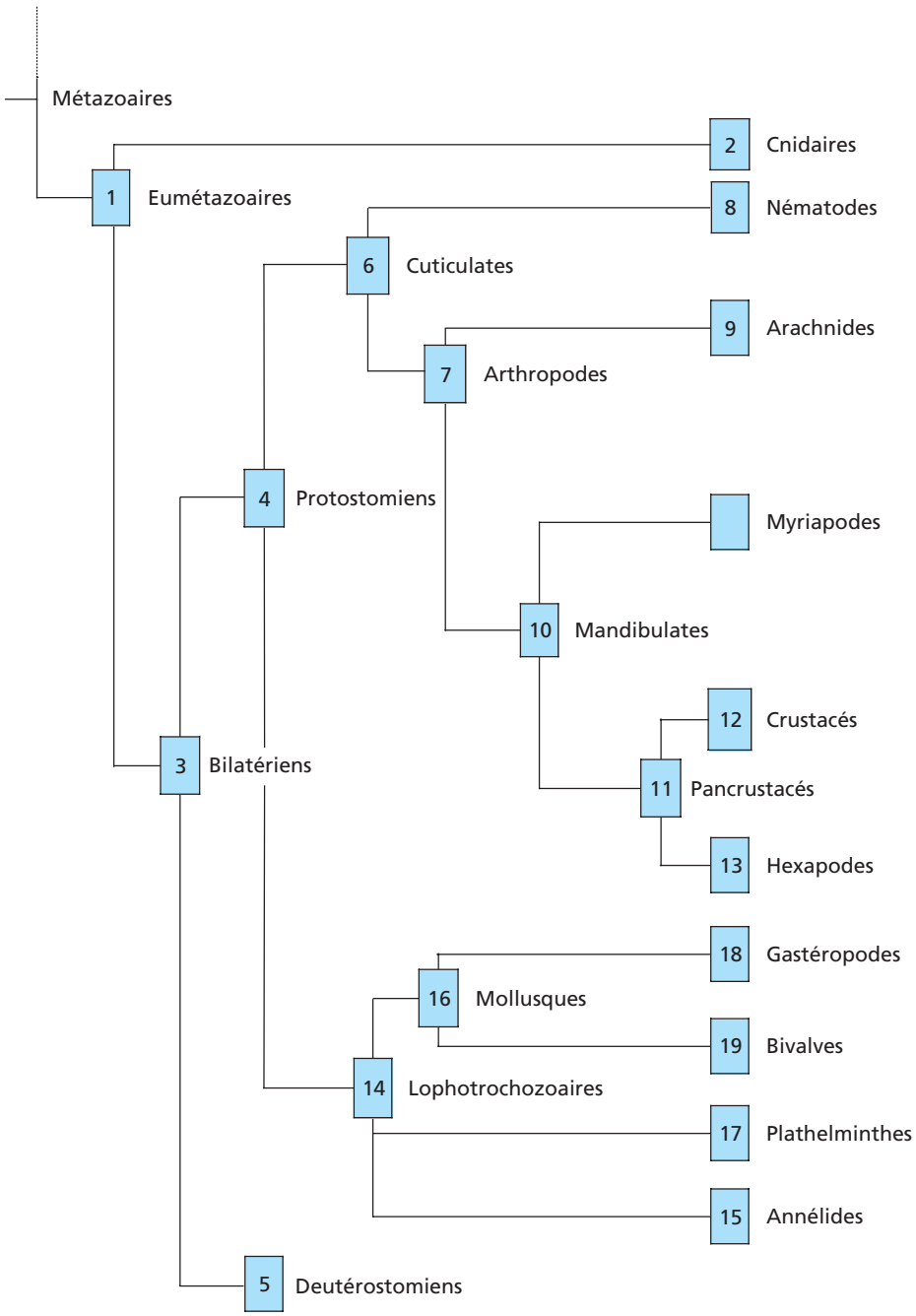


Figure 1.10 Les métazoaires protostomiens.
Les numéros renvoient au texte.

Les **nématodes (8)** étaient rangés avant dans les pseudocoelomates mais cet état résulte d'une acquisition secondaire par régression de la cavité cœlomique.

Dans les **arthropodes (7)**, qui se distinguent des autres ecdysozoaires par les appendices articulés, la dichotomie s'opère entre animaux possédant des chélicères (les chélicériformes **(9)**

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

comme les mérostomes et arachnides) et ceux possédant des mandibules **(10)** et antennes (myriapodes, pancrustacés) : d'où le terme de mandibulates qui leur est attribué (ou équivalent : antennates).

Voir « L'écrevisse » *Biologie 1re année*, TP11

Les pancrustacés **(11)** regroupent les organismes passant par une larve nauplius au cours de leur développement. En laissant de côté quelques petits groupes, on y trouve ce que l'on appelle couramment crustacés **(12)** et insectes **(13)** (TP3). écrevisses (*Asellus*) et crabe (comme le tourteau : *Cancer*) ainsi que les crustacés communs appartiennent aux malacostracéees.

Les systématiciens emploient le mot hexapodes pour désigner les insectes au sens commun du terme réservant le mot insecte aux ordres d'hexapodes présentant des ailes.

➤ Les lophotrochozoaires **(14)**

Ils sont constitués de taxons dans lesquels l'étape du clivage du développement embryonnaire est de type spiral (pour les taxons les plus importants) et une larve trochophore se forme avant le passage à la phase adulte (= eutrochozoaires). Les **mollusques** (comme la moule et l'escargot) **(16)** (encart 1.3), les **annélides (15)** (comme la néréis et l'arénicole) (encart 1.4), mais aussi les plathelminthes **(17)** en font partie. Des arguments paléontologiques (en particulier des fossiles de cœlomates datant d'avant l'explosion cambrienne) et moléculaires indiquent que l'état acoelomate résulte d'une acquisition secondaire : les plathelminthes sont des protostomiens. Sur des critères moléculaires (ARN 18S et gènes Hox), les taxons précédents ont été regroupés avec les lophophoriens (comme les brachiopodes) d'où le nom donné à l'ensemble du taxon.

ENCART 1.3

Les mollusques

Les mollusques constituent un groupe monophylétique important et diversifié. Les caractères dérivés propres sont :

– un pied formant une sole pédieuse (servant au déplacement de l'animal comme chez l'escargot par exemple) ;

– un manteau secrétant la coquille (parfois absente comme chez les pieuvres) et formant un repli autour du corps abritant la cavité palléale comme chez la moule. Cette cavité abrite les cténidies à fonction branchiale, les orifices excréteurs et génitaux et l'anus ;

– une structure buccale chitineuse appelée radula servant de râpe lors de la nutrition.

Les gastéropodes **(18)** comme l'escargot (*Hélix*) sont le groupe-frère des céphalopodes comme le poulpe (*Octopus*) ou les nautiles (*Nautilus*). Ensemble, ils forment les viscéroconques caractérisés par une coquille unique et une tête bien développée.

Les bivalves **(19)** comme la moule (*Mytilus)* ou la coquille Saint-Jacques (*Pecten*) présentent une coquille à deux valves, une tête réduite à l'orifice buccal et une radula dans le bulbe buccal. D'autre taxons, non au programme, complètent ce clade des mollusques et en fait un groupe quantitativement très important parmi les eucaryotes.

ENCART 1.4

Qu'appelle-t-on vers ?

Le terme de ver n'a aucune valeur systématique, il correspond à une morphologie convergente de taxons divers et éloignés phylogénétiquement que l'on trouve chez les Protostomiens.

Les annélides sont segmentés. Le premier segment, le prostomium, porte la bouche et le dernier segment, le pygidium, porte l'anus. Entre ces deux segments, le corps est formé de segments correspondants à des unités anatomiques appelées métamères. Le système circulatoire est clos. On distingue chez les annélides :

– les polychètes qui sont des vers marins dont chaque métamère présente une paire d'excroissances locomotrices appelées parapodes porteurs de touffes de soies chitineuses. Par exemple, la néréis (*Nereis*) et l'arénicole (*Arenicola*) ;

– les oligochètes sont dépourvus de parapodes mais sont garnis de soies chitineuses, le lombric (*Lumbricus*) en est un exemple terrestre ;

– les achètes possèdent une ventouse ventrale mais ne présentent ni parapodes ni soies. La sangsue (*Hirudo*)en est un exemple ;

– les vestimentifères comme *Riftia* feraient partie des annélides. On les trouve au niveau des sources hydrothermales de la dorsale océanique.

Les plathelminthes font partie des spiraliens et sont donc proches des mollusques et des annélides. Ce sont des vers plats dont le tube digestif ne possède qu'une ouverture servant de bouche et d'anus. Ils sont dépourvus de cœlome. Certains vivent librement en eau douce comme les planaires, d'autres sont parasites comme le ver solitaire (*Taenia-rhynchus*) ou la grande douve du foie (*Fasciola*).

Les nématodes font partie des ecdysozoaires, proches donc des arthropodes. Ce sont des vers à section circulaire et aux extrémités fines et pointues, l'ascaris en est un exemple. La cuticule de la paroi du corps est épaisse et constituée de collagène. Ils sont non segmentés. La cavité générale est un pseudo-cœlome, résidu du blastocœle.

D'autres organismes peuvent être qualifiés de vers, les larves de nombreux insectes holométaboles sont vermiformes. La sélection de ce type de morphologie dans des taxons très divers résulte sans doute de l'excellent rapport surface/volume qu'elle offre.

b) Les métazoaires deutérostomiens

Dans les deutérostomiens (figure 1.11) se trouvent regroupés les echinodermes **(1)** possédant une symétrie de type cinq et les chordés **(2)** qui tirent leur nom de la baguette cartilagineuse longitudinale qui sert de soutien à l'organisme, au moins chez la larve. Les chordés sont aussi épineuriens (tube nerveux dorsal) et présentent des fentes pharyngées. Dans les chordés, on considérera les crâniates (chordés possédant un crâne) et parmi ceux-ci les vertébrés **(3)** (des pièces squelettiques appelées vertèbres entourent la chorde et la moelle épinière dans l'axe antéro-postérieur).

Dans le groupe monophylétique des **vertébrés**, les Lamproies sont isolées des **gnathostomes (5)**. En effet ces derniers possèdent des mâchoires (gnathostomes) associées à un squelette branchial interne par rapport aux branchies. Le squelette des chondrichthyens **(6)** (requins, raies) est cartilagineux alors que chez les **ostéichthyens (7)**, il est ossifié. Chez ces derniers, on distingue les **actinoptérygiens (8)** des sarcoptérygiens **(9)** par l'insertion du membre sur la ceinture : un seul élément osseux relie le membre à la ceinture chez les sarcoptérygiens, le membre est dit monobasal contrairement aux actinoptérygiens qui représentent les poissons (sans les requins, dipneustes.) aux sens populaires du terme.

Le cœlacanthe est le seul **sarcoptérygien** vivant ne possédant pas de poumons fonctionnels (mais on connaît d'autres organismes fossiles ayant la même organisation), il est ainsi isolé des **rhipidistiens (10)**. Des membres pairs locomoteurs munis de doigts caractérisent les **tétrapodes (11)**. Parmi ceux-ci, les **amniotes (12)** se développent pendant la période embryonnaire dans le liquide amniotique. Chez les **sauropsidés (13)**, il existe une quille ventrale sous les vertèbres cervicales ce qui exclut les mammifères. Le crâne des **diapsidés (14)** présente une fenêtre sous-orbitaire et deux fosses temporales en arrière de l'orbite. Enfin les **archosauriens (15)** présentent une fenêtre antéorbitaire qui fusionne avec l'orbite chez les oiseaux mais permet de les rapprocher des crocodiliens.

Ce qui précède permet de montrer le caractère paraphylétique du groupe poisson : les actinoptérygiens (poissons à nageoires rayonnantes autrement dit les plus courants) étant plus proches des sarcoptérygiens (organismes qui ont un membre monobasal comme nous avec notre fémur ou notre humérus) que des chondrichthyens (poissons cartilagineux comme les requins). De même pour les reptiles que l'on ne peut isoler sans y mettre les oiseaux actuels qui forment ainsi les sauropsidés. À ce propos, la systématique a montré que les oiseaux étaient les représentants actuels des dinosaures disparus à la fin du secondaire.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

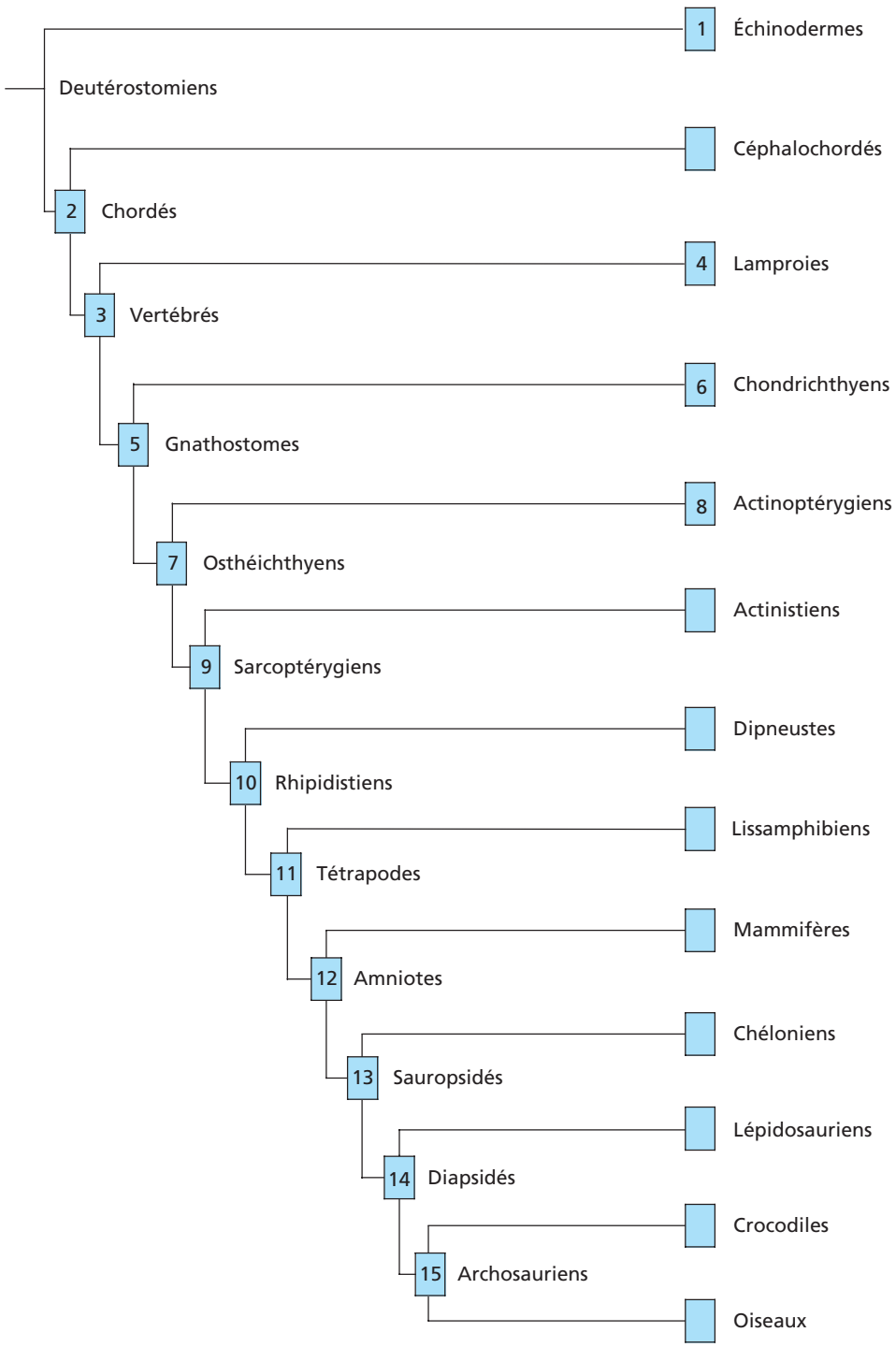


Figure1.11 Les deutérostomiens.

1.2.4 Les critères de la classification des embryophytes

Ils regroupent les plantes terrestres. Dans ce taxon, hormis quelques groupes mineurs anciennement rattachés aux bryophytes, l'appareil végétatif porte des stomates, des cellules conductrices sont présentes dans la tige et les méiospores sont formées dans des sporanges (figure 1.12). Les organismes possédant ces caractères font partie du taxon des hémitrachéophytes **(1)**. Parmi ceux-ci, les **bryophytes (2)** se distinguent des trachéophytes par la présence de petites « feuilles » et d'une capsule sporangiale. Les trachéopytes **(3)** eux fabriquent de la lignine qui est une adaptation au milieu terrestre et à sa faible densité. La phase diploïde est dominante : le sporophyte acquiert son indépendance (contrairement aux bryophytes) vis-à-vis du gamétophyte qui porte les archégones et les anthéridies.

Voir « Les bryophytes » TP8

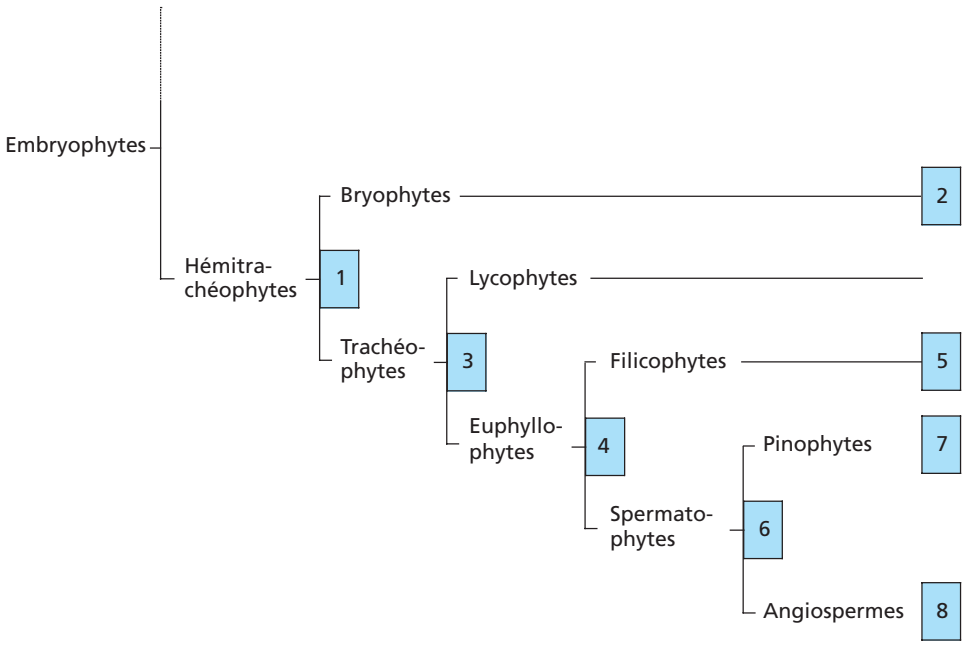


Figure 1.12 Les embryophytes.

Les euphyllophytes présentent des vraies feuilles, issus de ramifications latérales foliarisées **(4)**. Les trachéides du métaxylème présentent des ponctuations aréolées. On y range les **filicophytes (5)** dont la feuille est qualifiée de fronde ; sur sa face inférieure se trouvent les sporanges. L'autre clade des euphyllophytes est constitué par les **spermatophytes (6)**. Leur appareil végétatif présente une croissance secondaire. L'appareil reproducteur est caractérisé par un gamétophyte mâle, le pollen, très réduit. Les cellules spermatiques sont amenées au contact du gamétophyte femelle par un tube pollinique. Ce gamétophyte femelle est contenu dans l'ovule qui, suite à la fécondation, donnera la graine.

Voir « Les filicophytes », TP9, § 9.2

Il existe deux taxons importants dans les spermatophytes : les **pinophytes (7)** et les **angiospermes (8)**. Les pinophytes portent les ovules sur des écailles ligneuses réunies en un cône femelle (la pomme de pin) ; leur xylème secondaire est homoxylé. Les angiospermes sont les « plantes à fleurs ». Les pièces stériles du calice et de la corolle encadrent les pièces fertiles de l'androcée et du gynécée. L'ovule est enfermé dans un carpelle clos qui donnera le fruit suite à la double fécondation.

Voir « Les pinophytes », TP10, § 10.2

En conclusion, la diversité observée actuellement résulte de la longue histoire du vivant sur le globe terrestre. On situe les premières cellules eucaryotes vers 1,4 Ga. La première grande faune fossile, la faune d'Ediacara (à 450 km au nord d'Adélaïde en Australie), comprend 1 400 spéci-

Voir chapitre 5, § 5.2.2

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

mens répartis en 21 genres et 38 espèces et est datée à 640 Ma. Faune à corps mou, mal identifée mais première faune connue de métazoaires : des cnidaires, des annélides voire des arthropodes sans carapace.
À 530 Ma (début du Cambrien), Burgess Pass au Canada livre une faune très abondante où la carapace et la coquille deviennent omniprésentes. Des plans d'organisation inconnus aujourd'hui, d'autres à succès (Pikaia est un ancêtre possible des chordés). Dans les mers cambriennes nagent des agnathes et trilobites. Vers 430 Ma (Silurien inférieur), des gnathostomes et des crossoptérygiens (sarcoptérygiens) les accompagnent. Les vertébrés tels que Ichthyostega (un des premiers Tétrapodes connus) effectuent leurs premiers pas sur le continent vers la fin du Dévonien, précédés par les végétaux. Les dipneustes peuplent les marais.
Le premier œuf date de 280 Ma (Permien inférieur) ; hormis les angiospermes, tous les groupes végétaux sont en place à la fin du Primaire. L'apparition des mammifères et des oiseaux date du Trias ou du Jurassique. La diversification des mammifères, des téléostéens et des angiospermes se réalise au Cénozoïque. Enfin la lignée humaine marque les derniers millions d'années.
Les fossiles témoignent de cette évolution du vivant sur Terre. Des périodes d'extinction jalonnent cette histoire, suivies à chaque fois par la diversification de nouvelles faunes et flores. Il semble qu'actuellement nous soyons dans une période d'extinction massive où l'Homme aurait une responsabilité importante.

ENCART 1.5

Employer les termes à bon escient



Végétal : groupe sans valeur systématique mais désignant, au sens large, les organismes ne se déplaçant pas dont les cellules ont une paroi et une vacuole intracellulaire. Les champignons, au sens commun, y sont donc inclus. Dans un sens plus restrictif, les végétaux sont les organismes réalisant la photosynthèse : on y inclut donc les embryophytes, les lichens et les algues (voir ci-dessous). Dans ce sens restrictif, le terme végétal est utile pour le naturaliste.

Algue : là encore, c'est un terme utile pour l'écologiste mais sans valeur systématique. On y regroupe des individus chlorophylliens vivant essentiellement dans l'eau et qui ne sont pas des embryophytes. Les contraintes du milieu aquatique ont conduit à des convergences structurales et physiologiques comme la paroi souple. Les organismes ainsi regroupés sont pourtant bien éloignés phylogénétiquement : comme les rhodobiontes, chlorobiontes, straménopiles, haptophytes. Algues rouges (rhodobiontes) et algues brunes (straménopiles) sont des groupes monophylétiques mais les algues vertes sont paraphylétiques.

Champignons : au sens commun du terme, ce n'est pas un groupe monophylétique. C'est leur appareil végétatif qui les regroupe (les filaments mycéliens) et leur hétérotrophie. On sépare en effet les eumycètes (zygomycètes, ascomycètes et basidiomycètes), des oomycètes (comme le mildiou de la vigne) : ces derniers sont inclus dans le taxon des straménopiles.

Invertébrés : ce groupe défini par l'absence des vertèbres rassemble des taxons très différents et n'a aucune valeur systématique

Poissons : désigne les chordés non tétrapodes au mode de vie aquatique. C'est un terme du langage courant, utilisé depuis Linné mais ce groupe est paraphylétique.

Reptiles : désigne les amniotes sans poils ni plumes, groupe paraphylétique.

Protistes et **protozoaires** : regroupent des unicellulaires, groupes polyphylétiques.

Gymnospermes : désigne les pinophytes, cycas et gingko, groupe paraphylétique.

Ptéridophytes : désigne les filicinées, prêles, sélaginelle, groupe paraphylétique.

RÉVISER

L'essentiel

Une espèce regroupe sous le même nom un ensemble monophylétique d'individus qui, dans leur milieu naturel non perturbé, se reconnaissent comme partenaires sexuels et donnent une descendance féconde. Une espèce est nommée par un nom de genre et un nom d'espèce (ex. *Homo sapiens*) : c'est la nomenclature binominale. La description de la diversité du vivant s'appuie sur cette notion d'espèce. S'il y a quelques 1,7 million d'espèces décrites, on estime qu'il y a plusieurs millions d'espèces sur la terre.

Pour classer ces êtres vivants, la classification phylogénétique va rechercher les parentés entre eux : « qui est plus proche de qui ». La comparaison des plans d'organisation, du développement embryonnaire et des séquences de molécules fournit des critères au systématicien. Celui-ci raisonne en recherchant les homologies c'est-à-dire des structures qui ont la même organisation, les mêmes relations avec les structures voisines, la même origine embryologique voire des séquences moléculaires identiques. S'il y a homologie alors cela signe un héritage d'un ancêtre commun. Le caractère a pu évoluer entre l'ancêtre et l'échantillon : il y a la forme primitive et la forme dérivée. On bâtit ainsi un arbre phylogénétique, avec le principe de parcimonie, qui met en évidence la proximité plus ou moins grande des organismes au sein de l'échantillon étudié.

Le vivant est divisé en trois branches : archées, eubactéries et eucaryotes. Chez ces derniers, on retiendra la lignée verte avec les embryophytes et les hérérocontes regroupant eumycètes et métazoaires. Ces derniers sont divisés en deutérostomiens (dont font partie les vertébrés) et en protostomiens divisés en cuticulates (avec les arthropodes) et en lophotrochozoaires (mollusques et annélides).

Attention

- N'employez pas en systématique les mots : acoelomates, invertébrés, poissons, reptiles, algues, gymnospermes, ptéridophytes, protozoaires que l'on trouve dans de nombreux ouvrages.
- Pensez que certains caractères comme l'homéothermie ou le bec (voir exercice 1.1) peuvent être apparus plusieurs fois dans l'histoire du vivant et de manière indépendante : ils n'indiquent pas une parenté.
- Ne dites pas que les fossiles sont des ancêtres, au sens ascendant, mais des extrémités de rameaux morts sur l'arbre du vivant. La phylogénie a renoncé à chercher des ancêtres mais par contre on connaît des intermédiaires structuraux (actuels ou fossiles) comme l'ornithorynque qui allaite ses petits mais pond des œufs et possède un bec !

Mots-clés

- espèce
- clade
- taxon
- homologie
- analogie
- annélides
- arbre phylogénétique
- mollusques
- matrice de caractères
- groupe monophylétique
- protostomiens
- deutérostomiens
- embryophytes
- chordés
- vertébrés
- tétrapodes
- sauropsidés
- cuticulates
- lophotrochozoaires
- arthropodes
- lignées vertes
- spermatophytes
- straménopiles
- parcimonie.

S'ENTRAÎNER

Vrai/Faux

	Vrai	Faux
1. Les archées et les eubactéries forment un groupe monophylétique.	❑	❑
2. Un groupe paraphylétique possède un ancêtre propre à lui.	❑	❑
3. Deux structures homologues sont forcément analogues.	❑	❑

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

4. L'aile est apparue une seule fois au cours de l'évolution. ❑ ❑

5. Annélides et arthropodes, du fait de la métamérie, sont des groupes frères. ❑ ❑

Exploitation des connaissances

Quelles sont les grandes lignées d'eucaryotes et les critères de distinction ?

Pourquoi les reptiles ne constituent-ils pas un groupe monophylétique ?

Pourquoi les poissons ne constituent-ils pas un groupe monophylétique ?

Pourquoi la cellule eucaryote est-elle une chimère génétique ?

Donner les critères de la classification de la souris, en partant de son appartenance aux eucaryotes.

Questions de synthèse

Les principes de la classification phylogénétique.

Les critères de la classification des métazoaires.

Que deviennent les végétaux dans la classification phylogénétique ?

Analyse de document

Exercice 1.1

1. À partir de la matrice suivante, construire l'arbre exprimant les relations de parenté entre la tortue, le crocodile et le perroquet (extra-groupe : la grenouille).

	Gésier	Mandibule	Bec	Écailles
EG : grenouille	0	0	0	0
Tortue	0	0	1	1
Crocodile	1	1	0	1
Perroquet	1	1	1	1

Les caractères sont codés comme suit : absence (0) ou présence (1) de gésier ; mandibule non fenestrée (0) ou fenestrée (1) ; absence (0) ou présence (1) de bec ; absence (0) ou présence (1) d'écailles.

2. Dans les anciennes classifications, tortue et crocodile appartenaient à un même groupe : celui des « reptiles ». Discuter la validité phylogénétique d'un tel regroupement.

Exercice 1.2

1. À partir de la matrice suivante, construire l'arbre exprimant les relations de parenté entre le ver de terre, le nématode et le criquet (extra-groupe : la méduse).

	Cuticule	Ecdysone	Segmentation du corps	Forme de type « ver »	Bouche	Symétrie bilatérale
EG : Méduse	0	0	0	0	0	0
Ver de terre	0	0	1	1	0	1
Criquet	1	1	1	0	1	1
Nématode	1	1	0	1	1	1

Les caractères sont codés comme suit : il y a absence (0) ou présence (1) de cuticule ; il y a absence (0) ou présence (1) des hormones de la famille de l'ecdysone provoquent des mues ; le corps est (1) ou non (0) segmenté ; l'animal n'a pas de forme allongée (0) ou l'animal est vermiforme (1) ; la bouche est ventrale (0) ou terminale (1) ; l'animal possède (1) ou non (0) une symétrie bilatérale.

2. Le regroupement des animaux sur la base du partage de la métamérie a-t-il une signification phylogénétique ? Même question pour le partage du caractère vermiforme.

3. Quel taxon est mis en évidence par l'arbre obtenu ? Quel est son groupe-frère dans la classification du vivant ?

Réalisation des échanges gazeux entre l'organisme et son milieu

CHAPITRE 2

Plan

2.1 Réalisation d'EGR par diffusion
2.2 Réalisation d'EGR au niveau de grandes surfaces
2.3 Réalisation d'EGR au niveau de surfaces amincies et protégées
2.4 Réalisation d'EGR par la convection de fluides de part et d'autre de l'échangeur
2.5 Réalisation d'EGR contrôlés

Introduction

Comme il l'a été exposé dans le chapitre 5 de l'ouvrage de 1re année, la vie cellulaire nécessite de l'énergie. Il a été exposé dans le même ouvrage, chapitre 7, que ces dépenses énergétiques étaient couvertes par la respiration au niveau de chaque cellule.

- Comment sont réalisés les échanges gazeux respiratoires (EGR) à l'échelle de l'organisme ?
- Quelles sont les structures impliquées ?
- Comment fonctionnent-elles ?
- Quels sont les mécanismes qui les contrôlent ?

Ces questions sont l'objet de ce chapitre et sont abordées au travers de quelques exemples du programme en focalisant sur le processus fondamental des EGR, la **diffusion**, déjà étudiée dans le manuel de 1re année au chapitre 3.

2.1 RÉALISATION D'EGR PAR DIFFUSION

2.1.1 Mise en évidence d'EGR entre un organisme animal et son milieu

a) Rejet de CO_2 et absorption d'O_2

S'il est intuitif à notre époque que les êtres vivants respirent, c'est-à-dire absorbent du dioxygène (O_2) et rejettent du dioxyde de carbone (CO_2) et de l'eau, faut-il encore le démontrer. Une expérience simple utilisant l'EXAO permet avec une sonde à oxygène et de l'eau de chaux de constater que dans une enceinte close où est enfermé un animal, comme une souris par exemple, la quantité d'oxygène de l'air diminue et l'eau de chaux se trouble (indiquant un dégagement de CO_2). De plus, sur les parois internes du récipient, de la vapeur d'eau se dépose.

Un récipient témoin dans lequel on place une souris tuée depuis peu ne montre pas ces modifications, ce qui prouve que ces échanges gazeux sont liés à la vie. Ces faits, qui nous semblent simples et évidents, n'ont été compris qu'à la fin du XVIIIe siècle grâce aux travaux d'Antoine Lavoisier (1743-1794).

b) Les échanges gazeux sont indispensables, ils définissent la respiration

À l'exception de quelques invertébrés endobiontes, tous les animaux sont aérobies. L'apport d'oxygène moléculaire, O_2, est indispensable à l'oxydation complète des substrats énergétiques et l'élimination du CO_2 est indispensable à l'équilibre du pH de l'organisme. Certains animaux sont capables de différer apports et/ou rejets tels les mammifères plongeurs. Dans ce cas, ils contractent une dette de O_2 et stockent le CO_2 qu'ils compensent lorsqu'ils regagnent la surface. De la même façon, un muscle fournissant un travail intense peut manquer d'O_2, l'oxydation du glucose est alors incomplète et de l'acide lactique s'accumule. Lorsque le métabolisme est aérobie, la chaîne respiratoire des mitochondries et les phosphorylations oxydatives assurent un approvisionnement maximum en ATP. Ces besoins énergétiques sont d'autant plus importants que les animaux considérés ont un degré d'évolution élevé : ceux qui sont sortis des eaux, privés de la poussée d'Archimède, doivent se sustenter, les oiseaux et les

Voir chapitre 7, *Biologie 1re année*

mammifères en s'affranchissant des variations de la température externe grâce à l'endothermie, doivent assumer de gros besoins énergétiques. Les EGR sont donc une conséquence du catabolisme ; la prise alimentaire, la digestion, l'excrétion et la respiration sont les parties de la fonction de nutrition. Les EGR varient par conséquent en fonction de divers facteurs comme l'état physiologique, l'activité, l'âge, mais ils sont toujours régulés.
Dans les paragraphes suivants, les mécanismes de ces échanges et les modalités des transports des gaz respiratoires vont être étudiés.

2.1.2 Des EGR réalisés par diffusion et régis par la loi de Fick

Les gaz respiratoires diffusent entre le milieu et l'organisme en traversant une ou des surfaces d'échange. Il s'agit de transports passifs au cours desquels la substance passe du milieu où elle est la plus concentrée vers celui où elle est la moins concentrée, ils ne nécessitent aucune dépense énergétique. Aussi bien en milieu aérien qu'aquatique, cette diffusion dépend d'un ensemble de paramètres déjà définis au chapitre 3 de l'ouvrage de 1re année :

- plus la surface d'échange S est importante, plus la diffusion est importante ;
- le débit de diffusion d'un gaz entre les deux compartiments est d'autant plus important que la différence de pression partielle Δp de ce gaz entre chaque compartiment est élevée;
- en supposant que le gaz soit en contact immédiat avec la surface d'échange, sa diffusion est inversement proportionnelle à l'épaisseur de cette surface ;
- la diffusion d'un gaz dépend de la nature du milieu et de sa solubilité dans ce milieu. Ce paramètre est la constante de Krogh, K. K s'exprime en unités de masse de la substance diffusante par unité de temps, par unité de différence de pression partielle, à travers une surface de 1 cm^2. La constante de Krogh de O_2 est de l'ordre de 10 à 20.10^{-6} pour les tissus vivants (11 dans l'air, 45.10^{-6} dans l'eau).

Le débit de diffusion M d'un gaz x à travers une surface d'échange est exprimé par la première loi de Fick que l'on peut écrire :

$$M_x = -S.\Delta p.K/e.$$

Le signe « – » indique que le flux est dirigé de la région la plus concentrée vers la moins concentrée. La diffusion fonctionne aussi longtemps qu'un gradient de concentration est maintenu. Comme il le sera décrit chez les organismes vivants traités en exemple, des mécanismes de **convection** assurent le renouvellement des fluides de part et d'autre de l'échangeur. La convection est le déplacement en masse d'un fluide.

> ***Remarque :*** La première loi de Fick s'applique aux débits de diffusion, elle est déclinée ici à propos des échanges gazeux respiratoires, mais elle s'applique également à de nombreux autres flux : ions, électrolytes, chaleur etc. et il n'est pas surprenant que les mêmes dispositifs anatomiques soient utilisés dans différentes fonctions. Par exemple l'augmentation de surface qui sera décrite au niveau des branchies des poissons est également mise à profit pour les échanges ioniques permettant l'osmorégulation, et l'excrétion.

2.1.3 Des EGR réalisés dans deux milieux aux caractéristiques respiratoires très différentes

a) Composition de l'air

L'air sec est composé de :

- 20,95 % d'O_2 ;
- 0,03 % de CO_2 ;
- 78,09 % de N_2 ;
- 0,93 % d'argon ;
- 0,002 % de gaz rares.

L'azote et l'argon sont souvent comptés ensemble. Cette composition est stable sur une épaisseur de 100 km. Dans les conditions naturelles, l'air contient de la vapeur d'eau en quantité

variable. La pression de vapeur d'eau sur une surface libre augmente avec la température (tableau 2.1) :

- à 0 °C (point de congélation) la pH_2O est de 4,6 mm Hg ;
- à 100 °C (point d'ébullition) la pH_2O est de 760 mm Hg ;
- à 37 °C (température moyenne des endothermes) la pH_2O est de 47 mmHg et la vapeur d'eau représente 6,2 % du volume d'air.

Si, à une température donnée, l'air est saturé en vapeur d'eau, l'humidité relative est de 100 %.

TABLEAU 2.1 PRESSION DE LA VAPEUR D'EAU ET TENEUR DE L'AIR EN EAU EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE.

Température	Vapeur d'eau en mm Hg	mg d'eau par litre d'air
0	4,6	4,8
10	9,2	9,4
20	17,5	17,3
37	46,9	49,3
50	92,3	83,2
100	760	598,0

La pression atmosphérique diminue avec l'altitude, mais la composition de l'air ne change pas. Au niveau de la mer, la pression atmosphérique est de 760 mm Hg, la pression partielle de l'O_2 dans l'air sec est donc : 760 (20,95/100) = 159 mm Hg.
En phase gazeuse, la pression partielle d'un gaz est la fraction de la pression totale exercée par ce gaz : par exemple 20,95 % pour le dioxygène dans l'air.

b) Solubilité des gaz dans l'eau

Si un gaz et de l'eau sont mis en contact, des molécules de gaz entrent dans l'eau et se retrouvent en solution, ce processus se poursuit jusqu'à un état d'équilibre où il sort autant de molécules de gaz qu'il en entre. Cet équilibre dépend de la solubilité du gaz, de sa pression dans la phase gazeuse, de la température et de la présence d'autres solutés. En phase liquide, la pression partielle d'un gaz dissous ou **tension**, est égale à celle de la phase gazeuse avec laquelle elle est en équilibre. La concentration d'un gaz dissous est proportionnelle à sa pression partielle et à sa solubilité (loi de Henry).
La solubilité dans l'eau, à 15 °C et sous une pression des 760 mm Hg de ce gaz est :

- O_2 : 31,4 mL/L ;
- CO_2 : 1 019,0 mL/L ;
- N_2 : 16,9 mL/L.

Chaque gaz sera dissous en fonction de sa propre pression dans la phase gazeuse, indépendamment de la pression d'autres gaz. La solubilité diminue lorsque la température augmente.
Pour l'O_2 dissous dans l'eau, à l'équilibre avec l'air, à 760 mm de Hg, exprimé en mL/L d'eau (arrondi à la décimale la plus proche), on mesure les valeurs du tableau 2.2.

TABLEAU 2.2 VOLUME D'O_2 DISSOUS DANS L'EAU DOUCE ET L'EAU DE MER EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE.

Température	Eau douce	Eau de mer
0	10,3	8
15	7,2	5,8
30	5,6	4,5

Ces valeurs représentent quelques mg/L soit quelques parties par million (PPM).
Pour le CO_2 la solubilité est très forte mais sa pression partielle dans l'air est très faible. La quantité de CO_2 dissoute dans l'eau à l'équilibre avec l'air à 760 mm Hg est :

1 019 (0,03/100) = 0,3 mL/L d'eau

En fait, la quantité de CO_2 dissoute est plus élevée car une partie se combine avec l'eau pour former des ions bicarbonate.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Au niveau des organes respiratoires, les gaz diffusent entre l'environnement et l'organisme. Le taux de diffusion d'un gaz est proportionnel à l'inverse de la racine carrée de sa masse moléculaire (tableau 2.3) :

Tableau 2.3 Vitesse de diffusion de CO_2 et O_2.

	MM	$\sqrt{MM}$	Vitesse de diffusion
CO_2	44	6,6	0,15
O_2	32	5,7	0,17

À pression égale, le CO_2 diffuse donc plus lentement que l'O_2, mais comme la solubilité du CO_2 est supérieure à celle de l'O_2 la diffusion totale de CO_2 sera plus élevée.
Le tableau 2.4 résume quelques propriétés comparées de l'air et de l'eau :

Tableau 2.4 Propriétés comparées air/eau.

	eau	air	Rapport eau/air
capacitance de O_2 (L/L)	0,007	0,20	1/30
densité	1	0,0013	800/1
K = constante de diffusion O_2 nmol/cm²/s/mm Hg	46.10^{-6}	10,45	~ $1/10^5$
K = constante de diffusion CO_2 nmol/cm²/s/mm Hg	$93.\ 10^{-6}$	8,6	~ 90 000
quantité d'eau	100 %	infime	
viscosité	1	0,02	~ 50/1

La **capacitance** d'un gaz est le rapport entre la variation de sa concentration et la variation de sa pression partielle (rappelons que la concentration dépend de la solubilité et de la pression partielle). La capacitance de l'O_2 est plus faible dans l'eau que dans l'air. L'eau a une viscosité 50 fois plus élevée que l'air, elle exerce donc une forte poussée d'Archimède, mais sa mise en mouvement réclame un travail beaucoup plus élevé.
Dans les paragraphes suivants, nous allons envisager la réalisation des EGR à travers les paramètres de la loi de Fick.

2.2 RÉALISATION D'EGR AU NIVEAU DE GRANDES SURFACES

2.2.1 Réalisation d'EGR au niveau de la surface tégumentaire

a) Le tégument seul échangeur

Nous entendrons par surface d'échange l'ensemble des structures anatomiques traversées par les gaz respiratoires. Au niveau cellulaire il s'agit de diffusion à travers la simple membrane plasmique mais pour un organisme pluricellulaire, cette surface comprend plusieurs assises, chacune étant obligatoirement perméable à l'O_2 et au CO_2. L'application de la première loi de Fick à un organisme imaginaire de forme sphérique ayant une très faible consommation d'O_2 (0,001 mL/g/min) montre que son diamètre ne peut excéder 2 mm pour que l'O_2 diffuse de la périphérie au centre. La respiration aura cependant lieu à conditions que l'organisme soit de petite taille comme les larves planctoniques d'annélides, de mollusques ou d'arthropodes ou que toutes les cellules soient en contact avec le milieu comme chez les diploblastiques ou que les organismes aient une forme aplatie (vers plats).
Parmi les organismes de grande taille, seuls les échinodermes et presque tous les annélides sont dépourvus de surfaces d'échange respiratoire spécialisées. Le ver de terre, ou lombric, est terrestre mais il reste dépendant d'un milieu riche en eau c'est pourquoi il se tient dans les

couches les plus humides du sol. Sa respiration est exclusivement tégumentaire, son tégument sécrète une couche de mucus hydrophile qui retient l'eau à son contact. La dépendance du lombric vis-à-vis de l'eau s'explique car si son tégument se dessèche, il perd sa perméabilité aux gaz respiratoires.

b) Le tégument, surface respiratoire d'appoint

Chez les amphibiens, la peau est richement vascularisée ; pour peu qu'elle reste humide elle joue un rôle d'appoint dans les EGR. Ces animaux sont des ectothermes dont l'activité est faible lorsque la température s'abaisse, en hiver la respiration tégumentaire peut suffire à assurer la totalité des EGR. En été, les poumons sont indispensables à l'apport de O_2 mais en toutes saisons le CO_2 est rejeté au niveau de la peau. À l'extrême, certaines salamandres terrestres sont dépourvues de poumons et l'on connaît une espèce de grenouille vivant dans le lac Titicaca exclusivement aquatique qui ne remonte pas à la surface pour respirer ; sa peau qui développe de grands replis assure exclusivement les EGR. La peau est également une surface d'échanges respiratoires d'appoint chez des serpents marins (33 % de l'apport en O_2 et 94 % du rejet de CO_2). Chez les mammifères, les EGR cutanés sont nuls pour l'O_2 et insignifiants pour le CO_2 (moins de 1 %).

c) Les limites de l'échangeur tégumentaire

Comme expliqué plus haut, et à part quelques exceptions, les EGR tégumentaires ne sont compatibles qu'avec une taille et une activité réduites. Le rapport volume/surface augmente fortement lorsque la taille augmente et l'approvisionnement en gaz respiratoires ne devient possible que s'il existe des surfaces d'échange autres que le tégument. C'est ce qui est réalisé au niveau des **branchies** qui sont des surfaces développées vers l'extérieur de l'organisme ou des **poumons** qui sont des surfaces développées vers l'intérieur de l'organisme (figure 2.1).

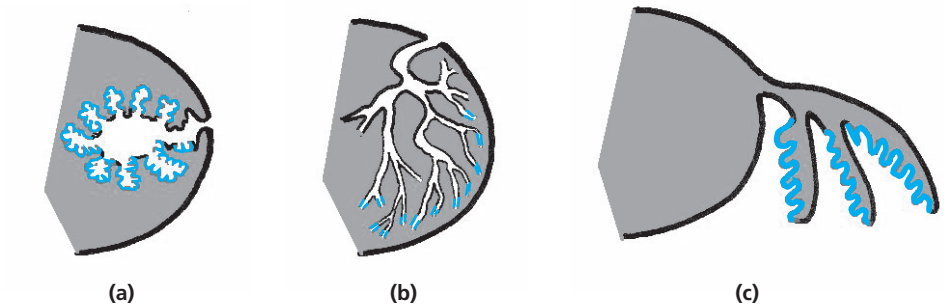


Figure 2.1 Les différents échangeurs tégumentaires.
(a) les poumons ; **(b)** les trachées ; **(c)** les branchies.

Les branchies doivent être fines, elles sont donc fragiles et exposées au dessèchement. Se pose également le problème de leur sustentation. Pour cet ensemble de raisons, les branchies sont bien adaptées au milieu aquatique où elles sont soutenues par la poussée d'Archimède. Elles sont souvent protégées par des dispositions anatomiques que nous décrirons. Cependant, la faible solubilité de l'O_2 dans l'eau demande un apport important au contact de la surface d'échange et, compte tenu de la viscosité de l'eau, cela entraîne un travail coûteux en énergie.
Les poumons sont développés à l'intérieur de l'organisme. Les protections contre les agressions et le dessèchement sont assurées ainsi que la sustentation mais il faut faire entrer et sortir les gaz respiratoires de l'organisme. La forte viscosité de l'eau comparée à celle de l'air fait que les poumons sont mieux adaptés à la respiration aérienne qu'aquatique. La richesse de l'air en O_2 nécessite, à besoin égal, le brassage d'un volume ventilatoire plus faible qu'en milieu aquatique.
Des exceptions peuvent être énumérées : plusieurs crustacés ont une respiration branchiale aérienne comme les cloportes ou les crabes des cocotiers, les holothuries (échinodermes, donc animaux strictement marins), ont un poumon rempli d'eau localisé au niveau rectal.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Un autre dispositif respiratoire est celui des **trachées**, qui se rencontre chez les myriapodes trachéates et chez les insectes. Il s'agit de conduits tubulaires, ouverts à l'extérieur au niveau des stigmates, qui se ramifient dans toutes les parties du corps et conduisent directement l' O_2 au niveau cellulaire. La respiration trachéenne est strictement aérienne.

2.2.2 Réalisation d'EGR au niveau de branchies, surfaces respiratoires évaginées

a) Branchies filamenteuses

➤ Branchies externes pennées d'un annélide : l'arénicole

Voir TP4, § 4.1.2

Chez les annélides, la respiration est essentiellement assurée par le tégument. Certains annélides ont des besoins accrus en O_2 parce qu'ils ont une activité intense ou qu'ils vivent dans des milieux confinés ; ils développent des expansions tégumentaires à fonction respiratoire, de formes diverses : foliacées ou filamenteuses.

L'arénicole est un annélide polychète tubicole marin qui vit dans un terrier en forme de U creusé dans la vase (figure 2.2a). l'animal est animé de contractions péristaltiques qui assurent une circulation d'eau dans le tube. Le corps de l'arénicole peut être divisé en 3 parties : les parties antérieures et moyennes qui sont de fort diamètre et la postérieure qui est plus grêle. La partie moyenne porte 13 paires de branchies filamenteuses. Chaque branchie est formée d'un tronc basilaire qui se ramifie en 8 à 12 troncs secondaires se subdivisant à leur tour en de nombreux filaments disposés dans des plans différents. Ces filaments forment des houppes (figure 2.2b et photo 4, cahier couleur p. 5), chacun est irrigué par une veine afférente et drainé par une veine efférente. Les vaisseaux afférent et efférent sont reliés par des vaisseaux transversaux (figure 2.2c et d). La surface d'échange est très importante : nombre de paires de branchies multiplié par le nombre de troncs multiplié par le nombre de filaments. Elle correspond à la fois aux besoins élevés de l'animal à marée haute et à la faible capacitance de O_2 dans l'eau.

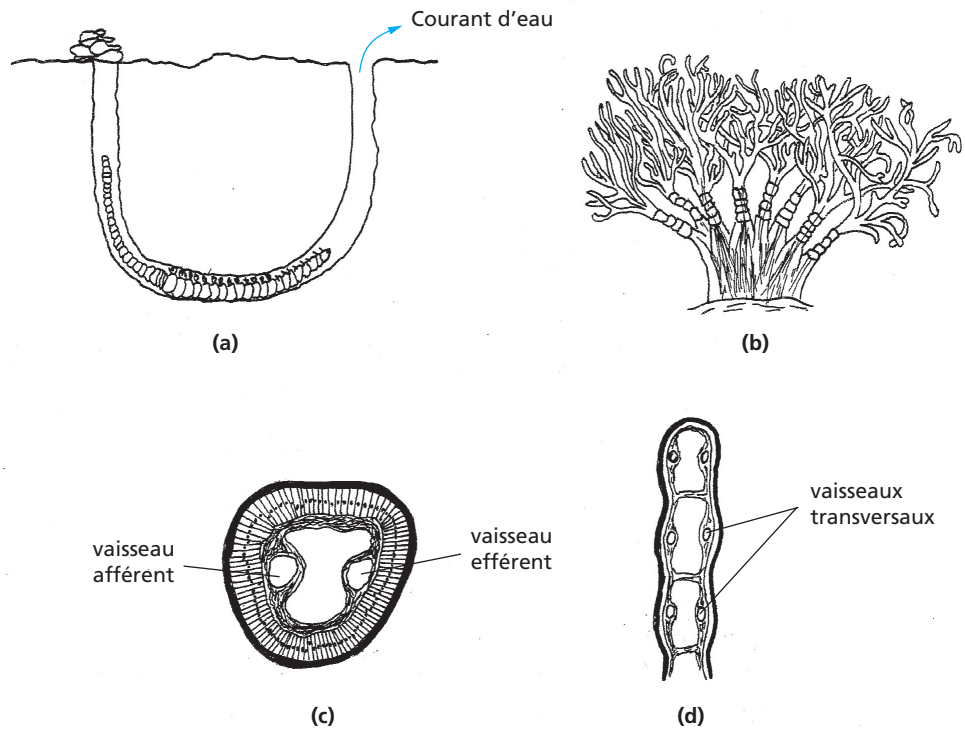


Figure 2.2 La respiration branchiale de l'arénicole.
(a) l'animal dans son terrier ; **(b)** houppe branchiale ; **(c)** coupe transversale d'un filament ; **(d)** coupe longitudinale d'un filament.

➤ Branchies filamenteuses protégées d'un crustacé : l'écrevisse

Cette question a déjà été abordée dans le TP11 de l'ouvrage de 1re année. Rappelons que les branchies sont situées au niveau du céphalothorax, où elles sont protégées par les branchiostégites, elles sont au nombre de 18 paires. On distingue les arthrobranchies, implantées sur la membrane articulaire entre l'appendice et le corps, les podobranchies, implantées sur le coxopodite des appendices et les pleurobranchies fixées sur le flanc de l'animal. Les branchies sont des bouquets de filaments respiratoires portés sur une lame (trichobranchies). Chaque filament, et il y en a plusieurs milliers, est une digitation qui reçoit un vaisseau afférent et est drainée par un vaisseau efférent. Le sang passe de l'un à l'autre par un système lacunaire séparé de l'eau par une seule épaisseur de cellule et une très fine cuticule (figure 2.3). Ici encore la surface d'échange est élevée.

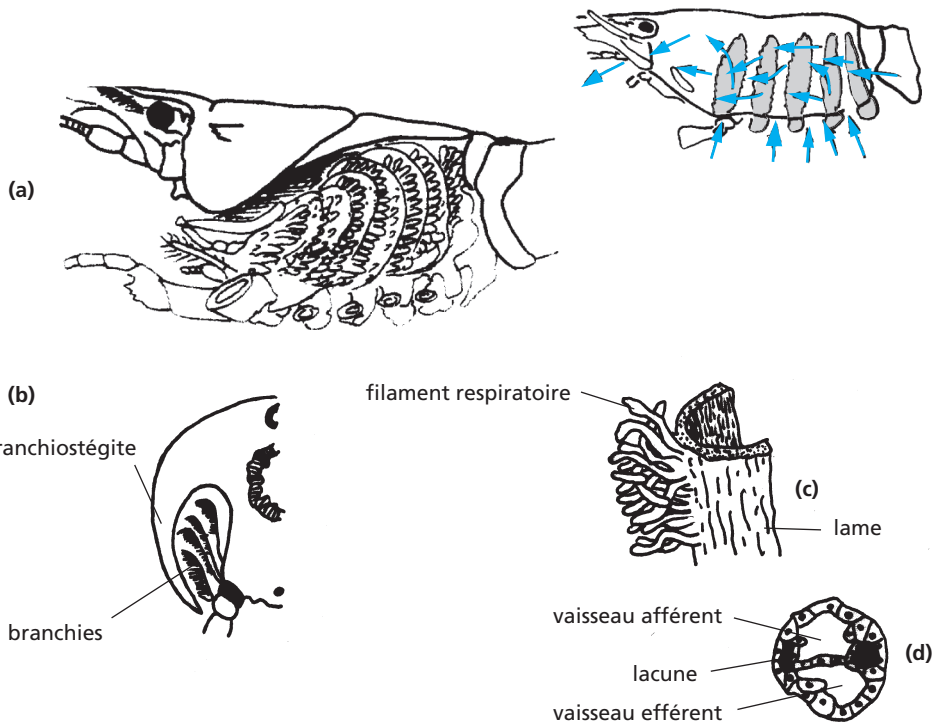


Figure 2.3 Branchies des écrevisses.

(a) position des branchies après dégagement du branchiostégite gauche ; **(b)** implantation des branchies ; **(c)** détail d'une podobranchie ; **(d)** coupe transversale d'un filament respiratoire.

b) Branchies lamelleuses

➤ Branchies d'un mollusque lamellibranche : la moule

Voir TP2

Chez la moule, les feuillets branchiaux baignent dans la cavité palléale limitée par le manteau. Elles sont constituées par l'accolement de longs filaments maintenus les uns contre les autres par des brosses ciliaires ; ces feuillets, 2 de chaque côté, se replient en un feuillet direct et un feuillet réfléchi. Le feuillet direct et le feuillet réfléchi sont reliés l'un à l'autre par des septums transverses (figure 2.4).

Le développement important de la surface branchiale garnie de cils (2 branchies, formées chacune de deux lames constituées par l'accolement de nombreux filaments) permet la filtration d'un volume d'eau de l'ordre de plusieurs litres par heure.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

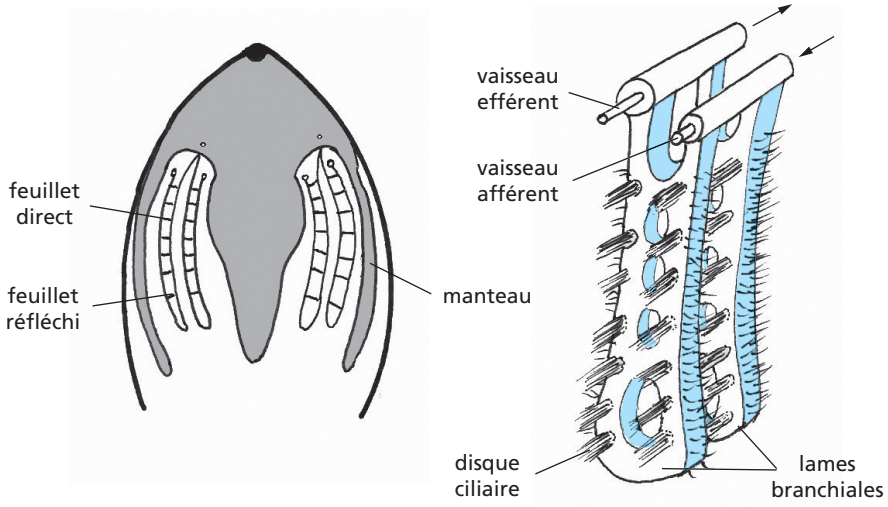


Figure 2.4 Les branchies lamelleuses de la moule.
(a) coupe transversale de l'animal ; **(b)** détail des lamelles branchiales.

➤ Branchies d'un poisson téléostéen

Voir TP1

Tous les téléostéens ont une respiration branchiale ; dans quelques cas, qui ne seront pas abordés ici, il s'y adjoint une respiration aérienne à partir de régions transformées du tube digestif ou à partir de véritables poumons. Les branchies sont portées par les arcs branchiaux. Le long de chaque arc s'étendent 2 rangés de lames branchiales. Les 4 arcs branchiaux sont séparés les uns des autres par 5 fentes branchiales qui mettent en relation la cavité buccale et la cavité branchiale. Les branchies sont protégées par les opercules qui restent ouverts sur l'extérieur au niveau des ouïes. Ainsi, l'eau qui entre par la bouche passe dans la cavité branchiale en perfusant les branchies (figure 2.5a et photo 2, cahier couleur p. 3). La surface des lames branchiales est augmentée par de très nombreuses lamelles branchiales disposées perpendiculairement. C'est au niveau de ces lamelles branchiales que s'effectuent les échanges gazeux respiratoires (figure 2.5b). Les lames sont irriguées par une artère branchiale afférente transportant du sang carbonaté pauvre en O_2, ce sang est dirigé vers les lamelles branchiales au niveau desquelles il circule dans un réseau lacunaire (figure 2.5c) ; après oxygénation, il est drainé par une artère branchiale efférente.

La surface d'échange varie chez les différents téléostéens en corrélation directe avec leur masse et leur activité : de 100 mm^2/g chez le poisson rouge à 1 000 à 2 000 mm^2/g chez le thon ou 3 500 mm^2/g chez l'alose. Cette différence est due à la taille des branchies et au nombre de lamelles/mm (de 10/mm chez les poissons des eaux froides à 35/mm chez le maquereau ou le thon). La surface des lamelles varie également : de 0,03 à 0,05 mm^2 chez le poisson-chat à 0,99 à 1,8 mm^2 chez le thon, ce qui semble assez faible chez le thon compte tenu de sa masse par rapport à celle du poisson-chat. D'autres exemples confirment que la surface des lamelles n'est pas proportionnelle à la masse ni en corrélation avec l'activité.

2.2.3 Réalisation d'EGR au niveau des poumons : surfaces respiratoires invaginées

a) Poumon sacculaire des amphibiens

Voir TP1

Les amphibiens, ainsi que leur nom l'indique, sont capables de vivre dans l'eau et dans l'air. Comme cela a été exposé au chapitre 12 de l'ouvrage de 1re année, les larves sont aquatiques et ont une respiration branchiale. Après la métamorphose les jeunes et les adultes ont une respiration tégumentaire et pulmonaire. Le poumon de la grenouille communique avec l'extérieur au

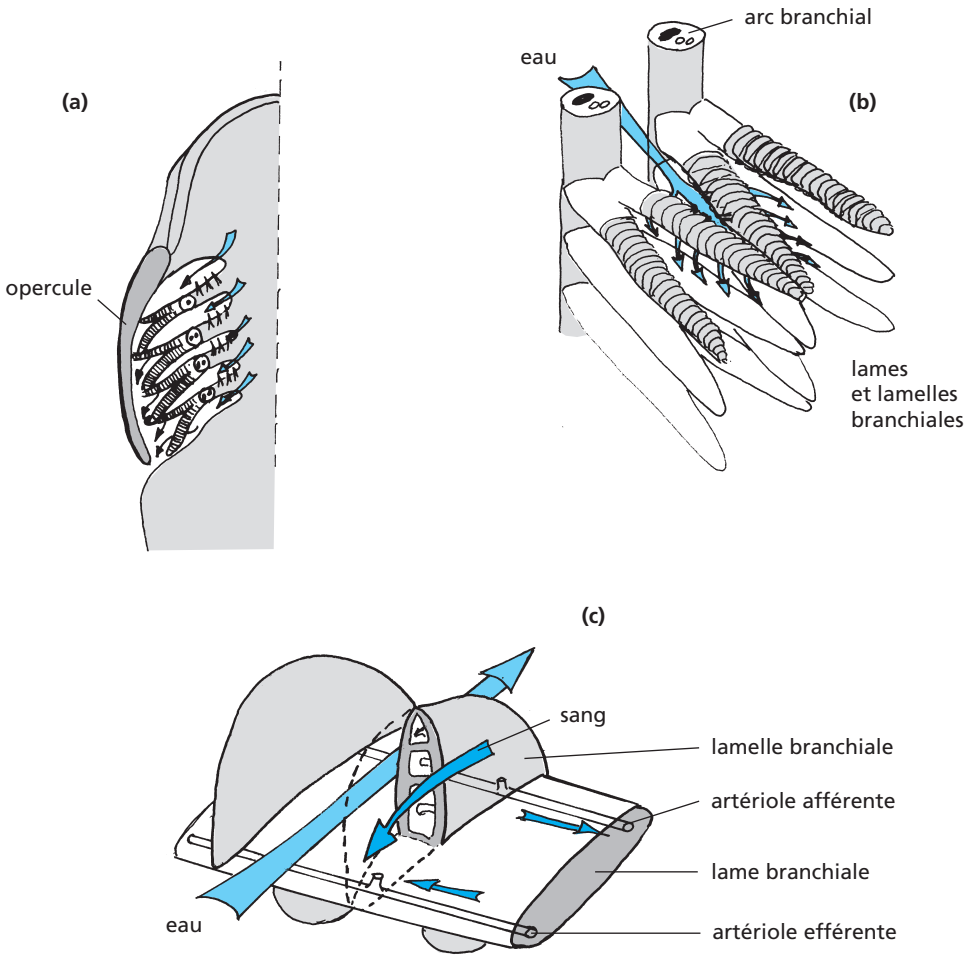


Figure 2.5 Les branchies des poissons.
(a) disposition de branchies chez les téléostéens ; **(b)** lames et lamelles branchiales ; **(c)** détail de la circulation des fluides et coupe dans une lamelle branchiale.

niveau de la glotte, il ne possède pas de voies aériennes ; il est de type sacculaire, c'est-à-dire qu'il se présente comme un sac. La paroi de l'épithélium interne est augmentée par des replis simples qui délimitent des chambres appelées des favéoles. Les favéoles sont partagées par des septums secondaires et tertiaires limités par des cellules épithéliales plates à membrane mince. L'hématose se fait au niveau des septums, dans lesquels se trouvent des fibres musculaires lisses, des fibres de collagène et des capillaires sanguins (figure 2.6a et b et photo 3, cahier couleur p. 3). Un cm^3 de poumon de grenouille offre une surface d'échange de 10 à 20 cm^2.

b) Poumon parenchymateux des mammifères

Voir anatomie de la région thoracique de la souris, *Biologie* 1re année, TP8 et TP5

Les mammifères ont tous une respiration pulmonaire (y compris ceux qui sont aquatiques !). La vie le plus souvent terrestre et surtout l'endothermie font que les besoins des mammifères en O_2 sont élevés. Les poumons sont localisés dans la cage thoracique, l'air leur est conduit par des troncs aériens issus de la trachée-artère. Les voies aériennes se divisent par dichotomie en nombreux tubes, ou bronches, de diamètre de plus en plus faible (figure 2.7). Les fonctions de ces voies sont de réchauffer, d'humidifier et de filtrer l'air afin d'en éliminer les particules solides par un système de poils et de mucus.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

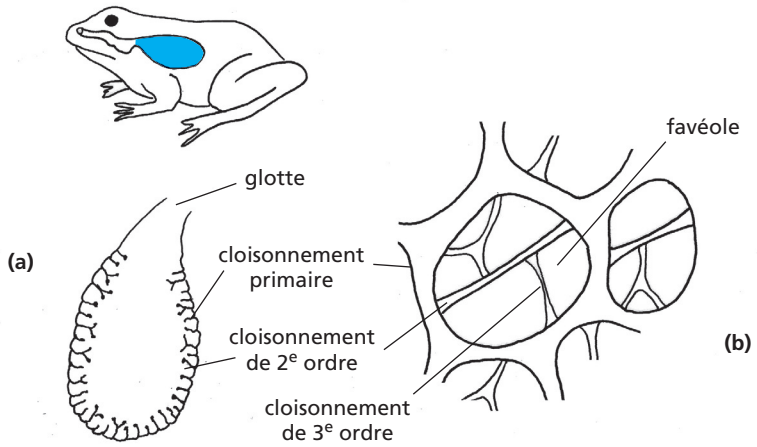


Figure 2.6 Le poumon des amphibiens.
(a) schéma d'ensemble du poumon de la grenouille ; **(b)** détail du cloisonnement.

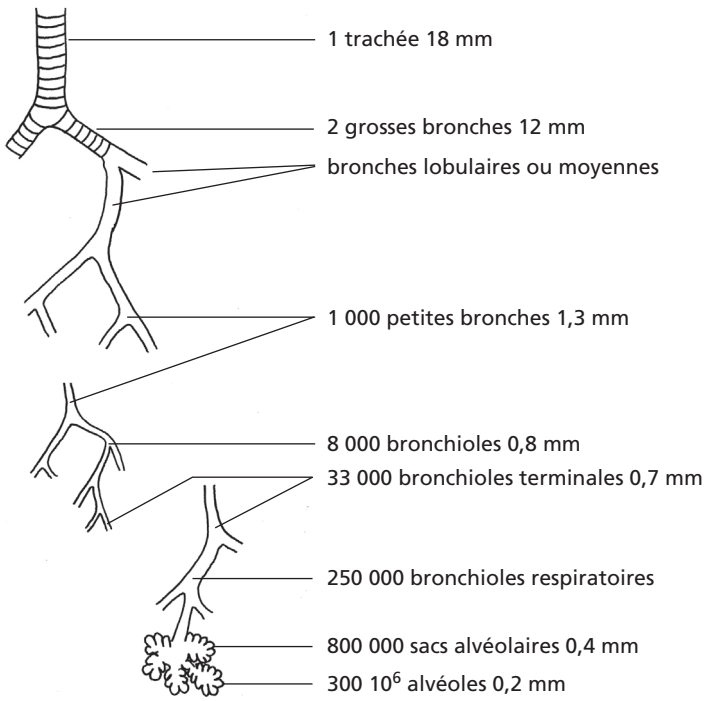


Figure 2.7 Schéma de l'arbre respiratoire des mammifères.

La surface d'échange est importante et subdivisée en nombreux petits sacs appelés des alvéoles. Ces alvéoles de 0,2 mm sont regroupées en sacs alvéolaires de 0,4 mm où l'air arrive par les bronchioles terminales, situées à l'extrémité de l'arbre respiratoire. Les alvéoles sont emballées dans un tissu parenchymateux richement vascularisé. Le poumon parenchymateux des mammifères n'excède pas 6 % du volume corporel, il offre une surface de contact de l'ordre de 800 cm^2 par cm^3 ; chez l'humain, les 2 poumons contiennent 700 à 800 millions d'alvéoles, pour une surface totale d'environ 90 m^2.

Voir TP5 § 5.2.4

La paroi alvéolaire est constituée de cellules épithéliales d'origine endodermique qui forment un épithélium cubique chez le fœtus. Peu avant la naissance, elles s'aplatissent et évoluent en pneumocytes de deux catégories : les pneumocytes I, très amincis, de 0,1 à 0,2 µm et les pneumocytes II, plus épais qui sécrètent un précurseur du surfactant. Entre les alvéoles, un conjonctif emballe les capillaires sanguins limités par un endothélium, il contient des fibroblastes, des fibres de collagène d'élastine et de réticuline, ainsi que des macrophages et des mastocytes (figure 2.8). L'air alvéolaire et le sang sont séparés par une épaisseur de l'ordre de 0,5 µm formée par le surfactant, les pneumocytes I, une basale et l'endothélium vasculaire (figures TP5.30 et TP5.31, cahier couleur, p. 14).

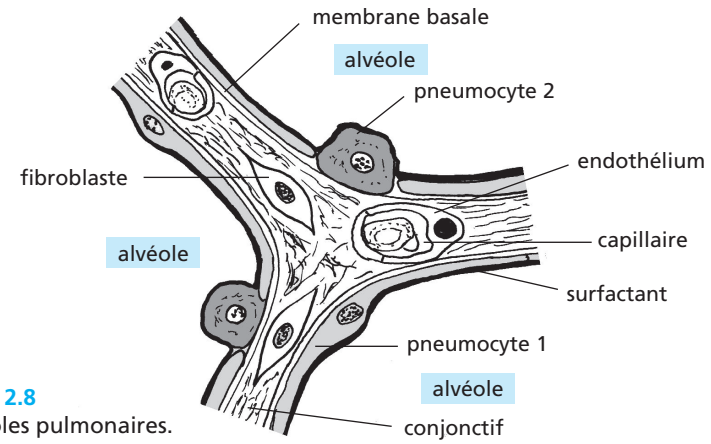


Figure 2.8
Les parois des alvéoles pulmonaires.

Le surfactant est une substance tensio-active qui tapisse les poumons de tous les vertébrés, sur une épaisseur de 50 à 100 nm. Au niveau d'une surface de contact entre l'eau et un gaz, les molécules d'eau ont plus d'affinité entre elles que pour le gaz, elles créent une tension superficielle. Dans les poumons, l'air est saturé de vapeur d'eau qui condense au niveau des parois alvéolaires. La tension superficielle ainsi créée provoque le rapprochement et l'accolement des parois des alvéoles et empêche l'accès des gaz respiratoires. On a une image de ce phénomène lorsque l'on humidifie l'intérieur d'un sac en matière plastique, on constate que les parois du sac se collent intimement. Le surfactant s'oppose à la tension superficielle et évite le collapsus pulmonaire en réduisant la cohésion des molécules d'eau. Le surfactant est sécrété par les pneumocytes II, il contient 90 % de lipides et 10 % de protéines. Les lipides sont essentiellement des phospholipides (phosphatidyl-choline) et des lipides neutres comme le cholestérol. Le surfactant est amphiphile, il s'oriente spontanément : la partie hydrophile vers la membrane des pneumocytes et la partie hydrophobe vers l'espace aérien. En plus de ses propriétés mécaniques, le surfactant régule la perméabilité alvéolaire aux protéines, il facilite l'écoulement muqueux sous l'effet des battements ciliaires, il a des effets antioxydants qui s'opposent à la formation de radicaux libres et il a une activité antibactérienne. Chez les mammifères, le surfactant est produit au cours du développement fœtal (après la 28e semaine chez l'homme). À la naissance, le gonflement des poumons permet le déploiement alvéolaire et l'établissement de la respiration. Le défaut de surfactant que l'on constate chez les nourrissons prématurés de moins de 28 semaines, entraîne une détresse respiratoire : la maladie des membranes hyalines.

c) Poumon tubulaire des oiseaux

Les oiseaux ont tous une respiration pulmonaire. Dans le règne animal, ces organes respiratoires sont originaux par leur structure et leur fonctionnement qui dissocie la ventilation et l'échangeur, mais ils se caractérisent surtout par leur efficacité ce qui peut être mis en corrélation avec les besoins élevés en O_2 requis par le vol. Soulignons cependant que le vol est assumé chez des mammifères comme les chiroptères (les chauves-souris), avec des poumons peu performants.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

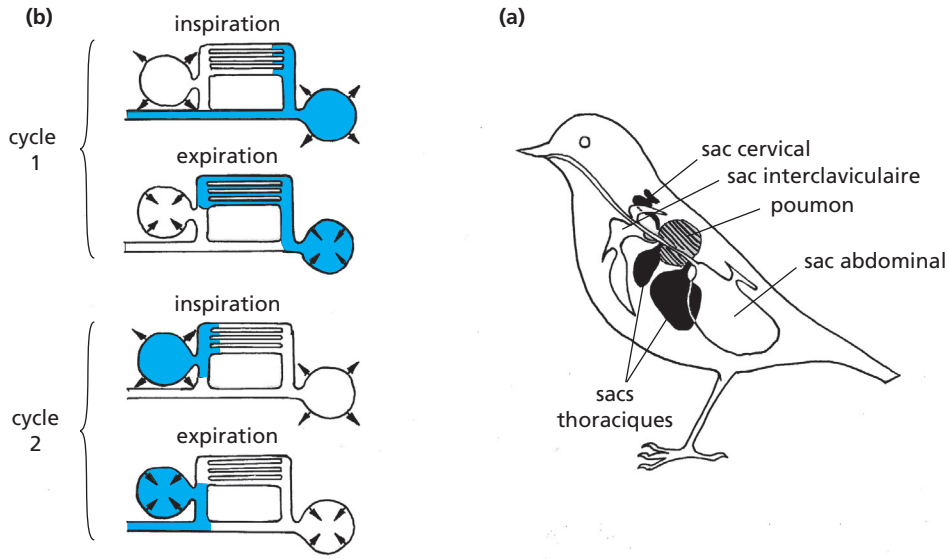


Figure 2.9 Les poumons des oiseaux.

(a) Disposition des sacs aériens et des poumons chez les oiseaux. **(b)** Mouvements de l'air au niveau des poumons et des sacs aériens.

À masse égale du corps, le volume pulmonaire des oiseaux est moitié de celui des mammifères mais, si l'on tient compte des voies respiratoires, le volume de l'appareil respiratoire des oiseaux est 3 fois plus élevé que celui des mammifères. Cela s'explique par la présence de volumineux **sacs aériens** qui communiquent avec les poumons. Les sacs peuvent être regroupés en 2 ensembles, l'un antérieur et l'autre postérieur. Il n'y a pas d'échange respiratoire à leur niveau, ils se répartissent entre tous les organes, y compris dans les os ; ils servent de ballast pour le déplacement de l'air à travers les poumons, (figure 2.9). Ainsi, l'air perfuse les poumons dans un seul sens au niveau de tubes de 0,5 mm de diamètre appelés des **parabronches**. Pendant l'inspiration, la pression baisse dans les sacs aériens qui se remplissent d'air, ils se vident à l'expiration. Pendant le premier cycle respiratoire, l'air riche en O_2 entre par la trachée, passe dans les bronches primaires puis est dirigé en partie vers les poumons et en partie vers les sacs postérieurs. À la première expiration, cet air est chassé vers les poumons et perfuse en partie les parabronches. Au second cycle respiratoire, l'inspiration crée une dépression dans les sacs antérieurs qui favorise la poursuite de la perfusion des parabronches et remplit les sacs antérieurs d'air enrichi en CO_2. À la seconde expiration, les sacs antérieurs se vident à l'extérieur. Le transit gazeux se fait donc au plus vite sur deux cycles respiratoires mais les cycles sont emboîtés et en réalité les gaz de divers cycles se mélangent dans les sacs aériens. Les parabronches sont perfusées à l'inspiration comme à l'expiration.

De fins capillaires aériens de 5 à 15 µm de diamètre s'ouvrent dans les parois des parabronches, c'est à ce niveau que se font les échanges gazeux. Chez le pigeon, la surface respiratoire est de 1 490 cm^2/cm^3, un réseau dense de capillaires sanguins borde ces structures (figure 2.10a et b).

2.2.4 Réalisation d'EGR au niveau des trachées : surfaces d'échange invaginées au contact des cellules

Le sujet a été abordé dans l'ouvrage de 1re année, TP10, consacré à l'étude du criquet. Chez les animaux à respiration trachéenne l'O_2 sous forme gazeuse est directement apporté au voisinage des cellules par un système de tubes appelés des **trachées**. La diffusion de l'O_2 des trachées les plus fines aux cellules se fait par l'intermédiaire d'un liquide, mais l'hémolymphe ne joue aucun rôle dans son transport. Le CO_2 suit le chemin inverse, il peut également, en raison de sa forte solubilité en milieu aqueux, être véhiculé par l'hémolymphe et être évacué au niveau du

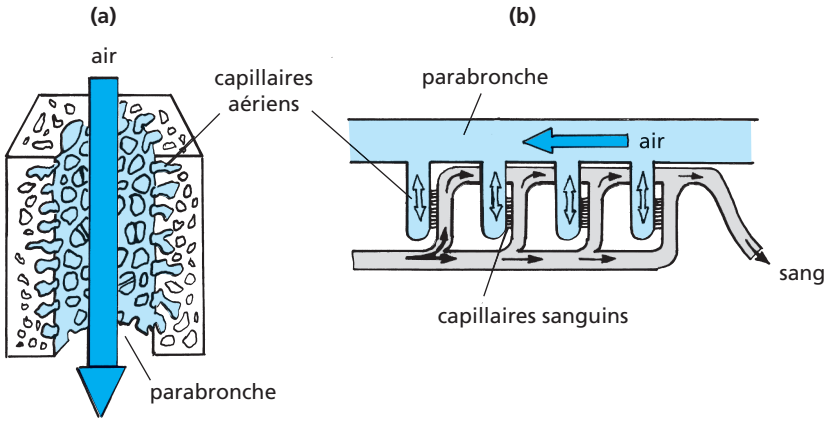


Figure 2.10 Les parabronches dans le poumon des oiseaux.
(a) parabronches et capillaires aériens ; **(b)** schéma montrant la circulation aérienne et sanguine dans les poumons.

tégument, à condition que ce dernier demeure assez fin pour y être perméable. Les trachées sont réparties dans tout l'animal, elles communiquent avec l'extérieur au niveau d'ouvertures que l'on appelle des **stigmates**. Les stigmates ont à l'origine une disposition métamérique et sont au nombre maximum de 10 paires. Le plus souvent, cette répartition est modifiée et les trachées issues de stigmates différents s'anastomosent. Les trachées ont une origine ectodermique, elles ont une structure comparable à celle du tégument c'est-à-dire qu'elles comprennent des cellules épidermiques qui sécrètent une cuticule formée de l'intérieur vers l'extérieur de l'endocuticule, de l'exocuticule et de l'épicuticule. Les trachées de gros diamètre (0,5 mm) sont munies des trois couches cuticulaires ; l'épicuticule est renforcée par une ornementation spiralée, appelée **ténidie**, qui maintient la trachée béante tout en laissant possibles des modifications de longueur (figure 2.11) ; elles sont imperméables à l'air et à l'eau. Les grosses trachées se ramifient en trachées de plus faible diamètre, dépourvues d'exocuticule, elles sont perméables à l'air et imperméables à l'eau. Les trachées se ramifient à leur tour en fines trachéoles d'un diamètre de l'ordre du µm et d'une épaisseur de 40 à 70 nm, elles sont limitées uniquement par l'épicuticule avec ou sans ténidies, elles sont perméables à l'air et à l'eau.

Au contact étroit des tissus ou des cellules, chaque trachéole se ramifie dans une **cellule trachéolaire** en fins canaux qui se poursuivent dans les tissus. Les cellules trachéolaires, d'origine ectodermique, donnent naissance aux trachées qui, comme d'autres productions tégumentaires, sont renouvelées lors de la mue. Les terminaisons trachéolaires pénètrent les cellules en repoussant leur membrane plasmique. La partie terminale des trachéoles est remplie de liquide, dans lequel l'O_2 doit diffuser pour parvenir aux cellules (figure 2.12).

Au fur et à mesure de leurs digitations, les trachées diminuent de diamètre, leur nombre augmente mais la section totale demeure à peu près constante. En revanche, la surface des parois augmente. La surface des trachées de petit diamètre et des trachéoles, perméables à l'air, est 600 fois plus élevée que celle des gros troncs. Le système trachéen est efficace parce qu'il offre une surface d'échange importante constituée par la somme des terminaisons trachéolaires et que l'O_2 fortement concentré dans l'air (20 %) parvient très près des cellules. Cet appareil respiratoire répond bien aux gros besoins en O_2 des insectes, en particulier lors du vol : ainsi les criquets consomment jusqu'à 400 L d'air par kg et par heure au cours de leurs migrations.

Les insectes aquatiques ont colonisé tous les milieux d'eau douce. Ils ont une respiration trachéenne, à l'exception de quelques formes de petit volume où les trachées ont régressé. Comment des animaux aquatiques respirent-ils de l'O_2 sous forme gazeuse ?

Plusieurs solutions sont apportées, la plus simple consiste à prélever l'air atmosphérique par un siphon qui maintient des stigmates en surface. Cet exemple se rencontre chez les larves et les

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

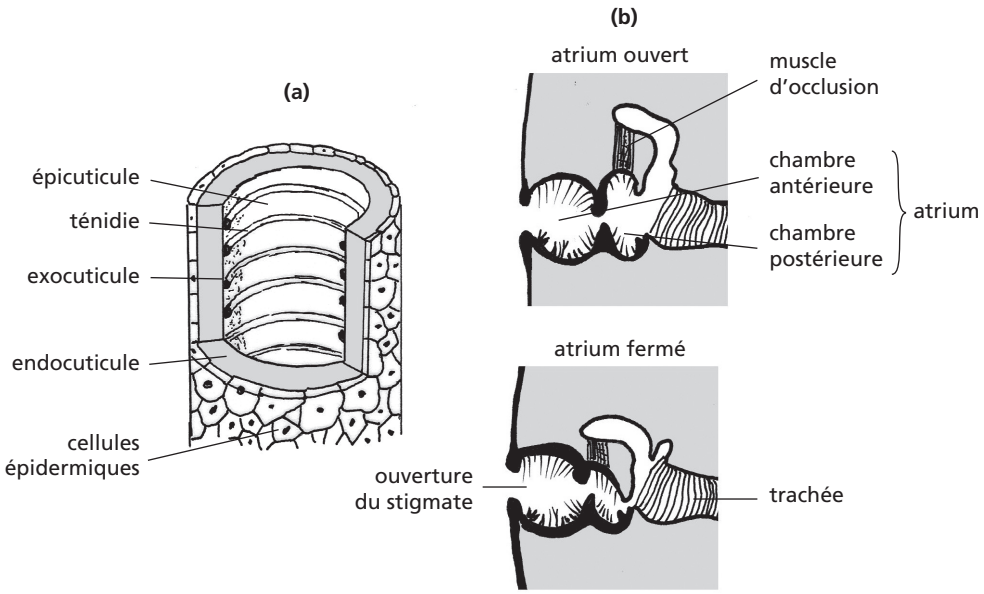


Figure 2.11 Les trachées des insectes.
(a) coupe dans une trachée ; **(b)** dispositif de fermeture de l'atrium des stigmates par exemple chez une fourmi.

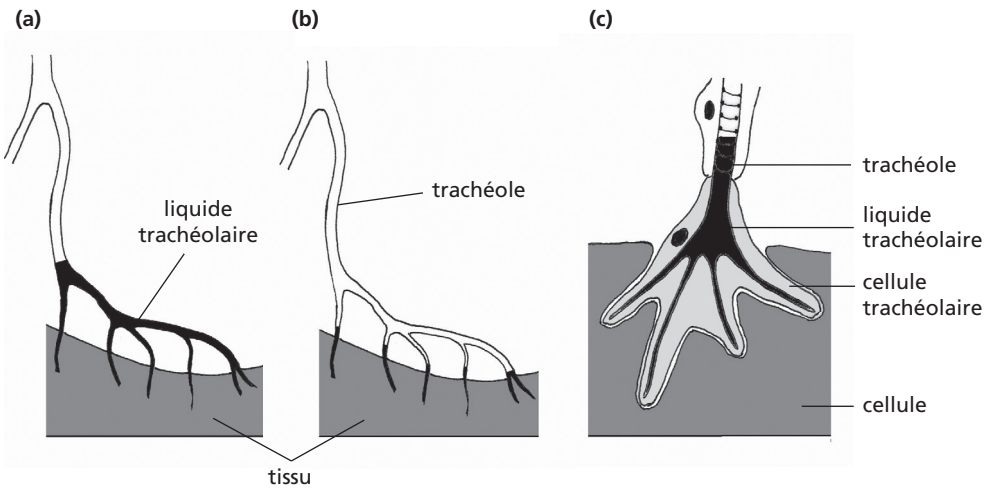


Figure 2.12 Approvisionnement des cellules au niveau trachéolaire.
(a) tissu au repos ; **(b)** tissu actif ; **(c)** cellule trachéolaire.

nymphes de moustiques ou les larves d'éristale. Dans d'autres cas, l'insecte capture l'air en surface et l'emporte en plongée en le maintenant au niveau des stigmates sous forme d'une bulle emprisonnée à l'extrémité de l'abdomen (larve de dytique) ou sous les élytres (dytique) ou encore, cet air est maintenu par des soies non mouillables et il forme un plastron (hydrophile, notonecte). Ce dispositif apporte à l'insecte beaucoup plus d'O_2 que n'en contient la bulle à l'origine car lorsqu'il est en partie consommé, l'O_2 dissous dans l'eau passe dans la bulle. Ce mécanisme constitue ce que l'on appelle une branchie physique.

Chez les larves de plécoptères, de trichoptères et quelques diptères, les stigmates ne sont pas ouverts elles utilisent donc l'O_2 dissous dans l'eau. L'O_2 passe de l'eau aux trachées en traversant le tégument puis l'hémolymphe. Généralement, les trachées bordent intérieurement le tégument (figure 2.13a). Ce dispositif est optimisé chez les larves d'éphémères, d'odonates, de plécoptères… où s'individualisent de véritables surfaces d'échange dont le tégument est mince et le réseau trachéen est dense (figure 2.13b), ce sont des trachéobranchies. Compte tenu de la faible perméabilité du tégument, l'utilisation de l'O_2 dissous exige que sa concentration dans l'eau soit élevée, c'est pourquoi ces insectes sont de bons indicateurs de la qualité de l'eau.

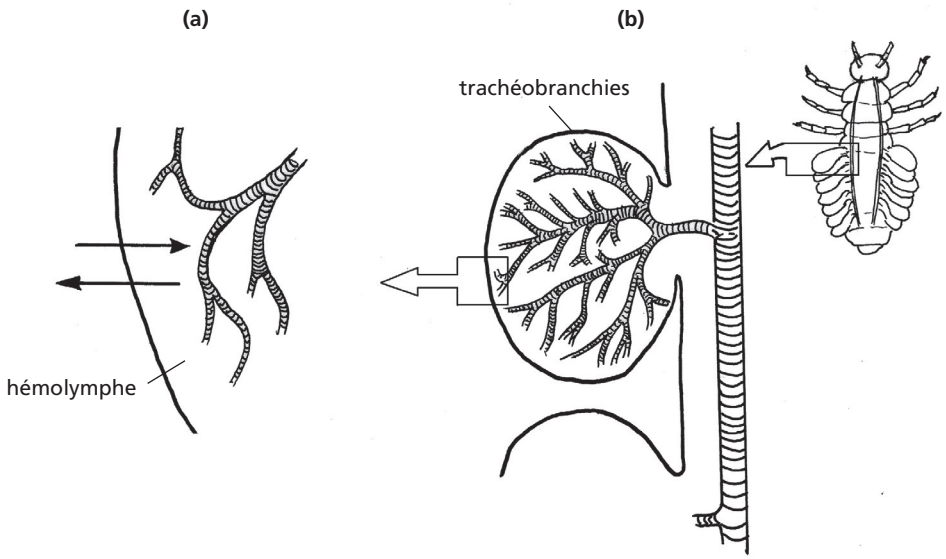


Figure 2.13 La respiration chez les insectes aquatiques.
(a) respiration tégumentaire ; **(b)** trachéobranchies.

Un dernier dispositif respiratoire se rencontre chez les larves de *Donacia* (coléoptère) : les stigmates, situés à l'extrémité de l'abdomen, sont munis d'un dispositif perforant que l'insecte enfonce dans les lacunes aérifères de plantes aquatiques ; il s'approprie ainsi l'O_2 qui lui est nécessaire.

Dans ce paragraphe, les surfaces d'échange respiratoire qui ont été décrites ont montré, aussi bien au niveau des branchies, des poumons ou des trachées que l'optimisation des flux est réalisée en augmentant cette surface dans un volume minimum. Dans le paragraphe suivant, en reprenant les mêmes exemples, les aménagements permettant d'augmenter l'efficacité des échanges au niveau d'une surface donnée, seront décrits.

2.3 RÉALISATION D'EGR AU NIVEAU DE SURFACES AMINCIES ET PROTÉGÉES

L'application de la loi de Fick rappelle que le flux dépend de la distance de diffusion qui sépare les deux compartiments entre lesquels les gaz sont échangés. La qualité de l'échangeur doit également être prise en compte : surface mince, donc fragile elle est protégée contre toutes sortes d'agressions qui pourraient la détériorer et donc altérer les échanges.

2.3.1 Diminution de la distance de diffusion

Au niveau de l'interface, toute diminution de la distance de diffusion ne peut se réaliser que sur la face interne. Cependant, la présence de voies aériennes comme la trachée-artère ou les bron-

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

ches facilite chez les mammifères et les oiseaux l'accès de l'air extérieur au niveau des alvéoles ou des capillaires aériens. L'échangeur est toujours très mince, comme nous l'avons vu. Dans le poumon des amphibiens, la distance qui sépare l'air du sang est de l'ordre de 2 µm. Chez les mammifères, l'air alvéolaire et le sang sont séparés par une épaisseur d'environ 0,5 µm formée par le surfactant, les pneumocytes I, une basale et l'endothélium vasculaire. Chez les oiseaux l'épithélium pavimenteux qui entoure les capillaires aériens est au contact de l'endothélium des capillaires sanguins, l'air n'est séparé du sang que par 0,4 à 0,6 µm.

Chez les vertébrés, le sang est véhiculé dans des vaisseaux qui forment un système clos, les contractions cardiaques mettent le sang en mouvement et la liaison entre les poumons et les cellules est rapide. Par exemple, le débit sanguin dans les poumons chez l'homme est environ de 5,5 L/min et peut atteindre 30 à 40 L/min au cours de l'exercice ; à chaque instant, les poumons contiennent environ 1 L de sang, dont 75 à 100 mL dans les capillaires (le volume sanguin de l'homme est d'environ 1/12e de sa masse corporelle). Chez les téléostéens, la distance qui sépare l'eau du sang, en d'autres termes l'épaisseur de l'épithélium lamellaire est variable : elle est le plus faible, de l'ordre du micron, chez les poissons actifs à grande surface d'échange. Dans les branchies des poissons, l'hématose se fait au niveau de lacunes sanguines dans les lamelles branchiales et non au niveau de vaisseaux (photo 2, cahier couleur p. 3).

Chez la moule ou l'écrevisse, l'hématose se fait également au niveau de lacunes sanguines. Chez l'arénicole, les filaments branchiaux sont limités, de l'extérieur vers l'intérieur, par une couche cuticulaire, un hypoderme unistratifié, une couche de tissu conjonctivo-musculaire qui entoure les vaisseaux, eux-mêmes limités par un endothélium. La surface de l'échangeur est donc assez épaisse, de l'ordre de 10 µm.

La respiration trachéenne apporte l'O_2 au niveau cellulaire. Selon l'activité du tissu, l'extension du liquide dans les trachéoles est variable : lorsque les besoins en O_2 sont élevés, le volume est réduit (figure 2.12) ; à ce niveau, la surface d'échange est réduite à l'épicuticule et à la membrane plasmique mais les gaz respiratoires transitent obligatoirement par un liquide trachéolaire.

2.3.2 Protections mécaniques des surfaces fragiles

Les surfaces d'échanges respiratoires, minces et fragiles, sont souvent protégées de l'extérieur par des structures qui peuvent modifier le flux d'O_2 et de CO_2. Cela concerne les branchies car les poumons et les trachées sont protégés par leur internalisation.

L'arénicole montre le dispositif le plus simple, puisque les branchies sont directement exposées à l'extérieur. Le mode de vie tubicole de l'animal apporte cependant une protection mais limite le flux d'eau au contact.

La moule et l'écrevisse ont des cavités branchiales protégées respectivement par le manteau ou les branchiostégites. Le flux d'eau serait limité si, comme nous le verrons plus bas, des dispositifs anatomiques appropriés ne permettaient d'y remédier.

La cavité branchiale des poissons téléostéens est protégée par un opercule. Ici, les mouvements operculaires facilitent le flux de liquide au niveau des branchies (§ 2.4.1).

2.3.3 Protections contre la dessiccation

Sont concernées les surfaces d'échanges au contact de l'air, donc les poumons et les trachées ; le cas des branchies permettant une respiration aérienne rencontrée chez quelques crustacés terrestres ne sera pas abordé.

La limitation du nombre d'ouvertures sur l'extérieur ou le regroupement de ces ouvertures, tel qu'il s'observe au niveau des stigmates des insectes, est un moyen de limiter la dessiccation de la surface d'échange. Chez les vertébrés étudiés plus haut, les voies aériennes ne sont ouvertes qu'au niveau de la glotte et des narines externes.

Au niveau de ces ouvertures, des dispositifs contrôlent la fuite de vapeur d'eau. Le plus simple est d'ouvrir plus ou moins l'accès sur l'extérieur. Chez les trachéates les plus primitifs, les stigmates sont de simples ouvertures qui peuvent laisser échapper la vapeur d'eau ou entrer de l'eau des parasites ou des impuretés. Chez les plus évolués, on rencontre des dispositifs de fermeture sous forme de valves commandées par des muscles. Le plus souvent, un atrium

sépare le stigmate de la trachée. L'atrium peut être également pourvu d'un système de fermeture et d'un filtre sous forme de soies enduites d'une substance qui les rend non mouillables.
Chez les vertébrés supérieurs, comme les mammifères, les voies aériennes hautes, au niveau des naseaux, permettent de condenser la vapeur d'eau expirée et de la réutiliser pour humidifier l'air entrant. Chez des animaux vivant en milieu sec, la quantité d'eau ainsi économisée est non négligeable. Les naseaux sont non seulement des échangeurs hydriques mais également des échangeurs thermiques : le réchauffement de l'air entrant par récupération de la chaleur de l'air sortant constitue une importante économie énergétique.
Les voies aériennes sont elles-mêmes protégées de la dessiccation par la sécrétion de mucus. Ces sécrétions sont drainées vers l'extérieur par les mouvements de cils disposés sur les parois. Ici encore, une même disposition anatomique assure plusieurs fonctions : protection contre les agressions mécaniques (poussières, parasites…) et échangeur thermique.
Sur la surface d'échange elle-même, la condensation de la vapeur d'eau empêche la dessiccation, il sera expliqué au chapitre suivant que cet excès d'eau est problématique.

2.3.4 Protections contre l'envahissement par l'eau

Ne sont concernées que les surfaces liées à la respiration aérienne. Les voies aériennes protègent l'échangeur. Dans la respiration trachéenne la présence de soies imprégnées de substances hydrofuges situées dans l'atrium ou proches des stigmates s'oppose à l'entrée d'eau (figure 2.11b). La condition est que l'ouverture reste de faible diamètre de façon à ce que la capillarité puisse s'exercer. Dans les branchies physiques, décrites ci-dessus, on rencontre chez certains hémiptères et coléoptères aquatiques un dispositif lié à la présence de soies hydrofuges qui forment un plastron. Il s'agit d'un feutrage dense de soies (10^6 par mm^2) non mouillables, situé sur la surface où s'ouvrent les stigmates. L'air maintenu à ce niveau est entraîné en plongée, au fur et à mesure que l'O_2 y est consommé il est remplacé par diffusion de l'O_2 dissous dans l'eau.
Dans la respiration pulmonaire, divers moyens assurent la fermeture des voies aériennes : leur variété et leur efficacité s'observent chez les animaux aquatiques et en particulier chez les mammifères plongeurs : obstruction des narines, du pharynx, de la glotte… Si accidentellement de l'eau s'engage dans les bronches, de violents mouvements réflexes de contraction thoracique permettent, par la toux, de l'évacuer.
Au niveau alvéolaire, une protection indispensable est réalisée par le surfactant. Lorsque l'arbre respiratoire et les alvéoles sont envahis par l'eau, la mort par noyade survient très rapidement. Pourtant l'eau contient du dioxygène (environ 28 fois moins que l'air), on peut imaginer qu'il suffirait d'augmenter la fréquence et l'amplitude des mouvements respiratoires pour que l'apport soit suffisant ? En fait, si l'on remplace l'eau par un liquide enrichi en O_2, l'issue est tout de même fatale. Pourquoi ? La viscosité de l'eau étant 50 fois plus forte que celle de l'air, le travail pour mouvoir la masse d'eau nécessaire est considérable ; d'autre part, cette eau dilue le surfactant et les alvéoles se collapsent.

Dans ce paragraphe, l'efficacité des échanges gazeux respiratoires a été envisagée en fonction de la distance qui sépare le milieu extérieur et les cellules : plus elle est faible, plus le flux est important. Les surfaces d'échanges sont exposées aux agressions, ce qui risque de nuire à leur efficacité : les dispositifs permettant de les protéger ont été décrits. De part et d'autre de l'échangeur, si les gaz ne sont pas renouvelés, le flux tend à s'annuler. Dans le paragraphe suivant, nous décrirons, toujours à partir des mêmes exemples, comment s'effectue ce renouvellement.

2.4 RÉALISATION D'EGR PAR LA CONVECTION DE FLUIDES DE PART ET D'AUTRE DE L'ÉCHANGEUR

À l'équilibre, les molécules dissoutes occupent tout le volume dont elles disposent. Si, pour une substance donnée, des échanges s'effectuent librement entre deux compartiments, celui où la substance est la plus concentrée cède des molécules à celui où elle l'est la moins, l'un des compartiments s'appauvrit et l'autre s'enrichit. Le gradient de concentration entre ces compar-

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

timents tend vers zéro et le flux net devient nul. Dans les échanges respiratoires, le volume du compartiment externe est très grand et le gradient est maintenu. Cependant, à la frontière le système est en déséquilibre permanent et le gradient est le plus faible, le temps que les molécules transférées soient renouvelées du côté le plus concentré et évacuées de l'autre. Tout mouvement qui accélère le brassage des substances dissoutes à ces niveaux facilite les échanges. Voyons comment le facteur ΔP de la loi de Fick est optimisé.

2.4.1 Diversité des moteurs ventilatoires assurant la convection du milieu extérieur

a) En milieu aquatique

Deux moyens permettent de ventiler l'eau au niveau des branchies : agiter les branchies dans l'eau ou faire circuler l'eau au niveau des branchies. Les deux solutions se rencontrent mais la seconde est plus fréquemment utilisée ; c'est ce que nous constaterons dans les exemples traités.

➤ Ventilation rudimentaire

Chez l'arénicole, il n'y a pas de dispositif spécialisé, ce sont les mouvements de l'animal dans le tube sableux où il vit qui renouvellent l'eau, donc l'apport de O_2, au niveau des branchies.

➤ Ventilation des branchies dans une cavité branchiale

Voir TP2

Les branchies des moules sont pourvues d'une ciliature abondante qui crée un courant et canalise l'eau dans la cavité palléale. Un animal filtre 40 à 50 litres d'eau de mer par jour. Ce courant apporte également des proies microscopiques, elles sont emballées de mucus et dirigées vers la bouche par les mouvements ciliaires.

Voir *Biologie 1re année*, TP11, § 1.3

Chez l'écrevisse les branchies sont protégées par les branchiostégites. L'eau est mise en mouvement de l'arrière vers l'avant dans la cavité branchiale par les mouvements du scaphognathite des maxilles.

Chez un poisson, si l'on déverse une solution de bleu de méthylène au niveau de sa bouche, on constate que l'eau colorée ressort par les ouïes. Il suffit d'observer ce même poisson pour voir que lorsqu'il ouvre la bouche les opercules des ouïes sont fermés et réciproquement. Chez les poissons, le flux d'eau à travers les branchies est effectué par un mouvement de pompage des muscles du pharynx et de la cavité branchiale. Lorsque le volume des cavités buccale et branchiale augmente par abaissement de leur plancher, bouche ouverte et opercules fermés, l'eau entre dans la bouche et perfuse les branchies car la pression dans la chambre branchiale est légèrement inférieure à celle de la cavité buccale. Le mouvement inverse, bouche fermée et opercules ouverts pousse l'eau de la cavité buccale à travers les branchies et celle de la chambre branchiale vers l'extérieur. Par ces mouvements, l'eau perfuse les branchies en permanence (figure 2.14). Ce courant d'eau, créé par les mouvements operculaires, résulte d'un travail musculaire lui-même consommateur d'O_2. Lorsque la nage est accélérée, les besoins en O_2 augmentent, la fréquence de pompage operculaire s'élève ce qui accroît de façon exponentielle la consommation d'O_2. Ce mécanisme a une limite située, pour la perche arc-en-ciel à une vitesse de 0,5 à 1 m par seconde.

Les poissons qui ont une nage rapide ou ceux, comme la perche, qui effectuent de brutales accélérations lorsqu'ils chassent, adoptent une respiration dynamique. C'est-à-dire qu'ils nagent bouche et opercules ouverts, l'eau entre par la bouche et perfuse les branchies. Ce système est également consommateur d'O_2 mais il assure une meilleure oxygénation et permet d'atteindre des vitesses supérieures à celles permises par le pompage operculaire. Des poissons comme le thon, ou presque tous les requins, n'ont qu'une respiration dynamique, ce qui explique pourquoi ils meurent asphyxiés lorsqu'ils sont immobilisés dans des filets. D'autres, comme le rémora (poisson pilote), adoptent une respiration dynamique lorsqu'ils se font transporter et le pompage operculaire quand ils assument leur déplacement.

b) En milieu aérien

Au niveau des surfaces respiratoires en contact avec le milieu aérien, les échanges peuvent se faire simplement par diffusion ou être activés par des mouvements ventilatoires. La première

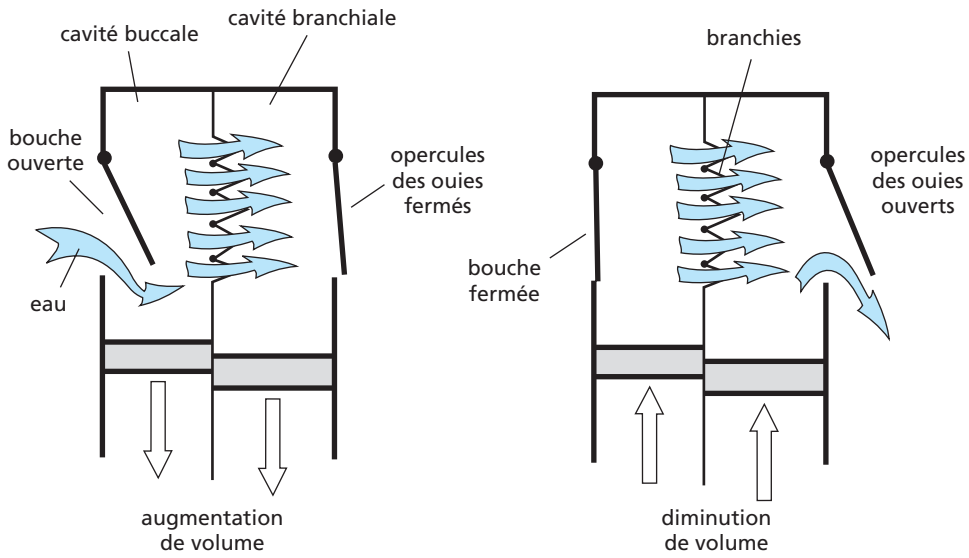


Figure 2.14 Les mouvements de l'eau au niveau des branchies lors du pompage operculaire.

solution n'est compatible qu'avec une faible demande en O_2. Chez les vertébrés, les poumons sont ventilés : chez les amphibiens, et les mammifères, l'air effectue un mouvement de va-et-vient, chez les oiseaux, il est unidirectionnel.

➤ Ventilation des poumons alvéolaires

a) Chez la grenouille adulte

Voir TP1

Les poumons se remplissent d'air selon un système de pompe à pression : l'air est introduit dans la cavité buccale par abaissement du plancher de la bouche, narines ouvertes puis, bouche et narines fermées, l'air est poussé dans les poumons par élévation du plancher de la bouche. Il est maintenu dans les poumons par fermeture de la glotte. L'expiration se fait par un mouvement inverse. Inspiration et expiration ne se succèdent pas forcément, il peut y avoir plusieurs inspirations sans expiration, les poumons, très élastiques, augmentent alors de volume et envahissent la cavité générale (il n'y a pas de cage thoracique chez les amphibiens). Un tel mécanisme provoque une augmentation du volume de l'animal, ce qui peut avoir un effet dissuasif sur un éventuel prédateur.

b) Chez les mammifères

La cage thoracique et le diaphragme sont à l'origine des mouvements respiratoires, les poumons ont un rôle passif. Les modifications de volume de la cage thoracique sont transmises aux poumons par l'intermédiaire des plèvres. Les plèvres sont un double sac étanche : le feuillet externe est solidaire de la cage thoracique et le feuillet interne est solidaire des poumons. Entre les deux, un liquide lubrifie le glissement de l'un sur l'autre. De plus il y est maintenu une légère dépression par rapport à la pression extérieure, si bien que les mouvements de la cage thoracique sont transmis aux poumons. Lors de l'inspiration, les muscles intercostaux externes lèvent et écartent les côtes ce qui, chez l'homme, accroît le volume pulmonaire de 200 cm^3, le diaphragme se contracte ce qui provoque une augmentation du volume pulmonaire de 300 cm^3. Lors de l'expiration, le diaphragme se relâche et les muscles costaux internes abaissent les côtes. Le volume d'air entrant ou sortant est de 500 cm^3, il s'agit du **volume courant**, il peut être porté à 3 litres lors d'une inspiration profonde.

À la fin d'une expiration, les voies respiratoires contiennent 150 cm^3 d'air usé que l'on appelle **volume mort** ; à l'inspiration suivante, l'air entrant repousse l'air usé vers les poumons avant que de l'air frais puisse y entrer. Donc à chaque inspiration seulement 350 cm^3

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

d'air frais atteignent les poumons. Au cours d'une inspiration profonde, l'apport en air frais est donc de 2 850 cm^3. Même après une expiration forcée, il reste dans les poumons 1 à 2 litres d'air, il s'agit de l'**air résiduel** (figure 2.15).

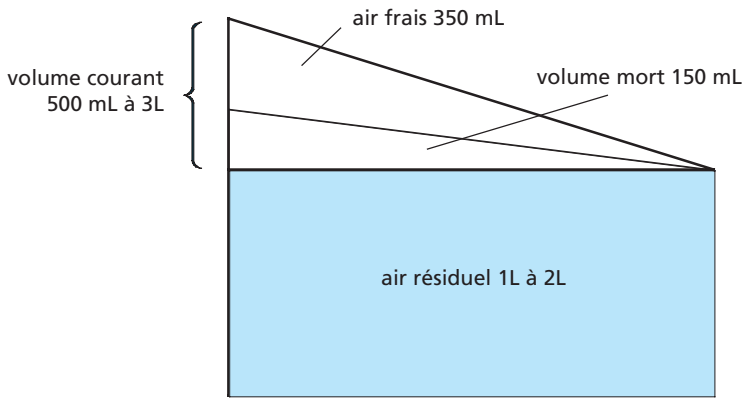


Figure 2.15 Schéma résumant les mouvements respiratoires chez l'homme.

Au repos, au début d'une inspiration l'homme a dans ses poumons 1 650 cm^3 d'air (si l'on retient un volume d'air résiduel de 1 500 cm^3). Au cours de l'inspiration, 350 cm^3 d'air frais arrivent et sont mélangés aux 1 650 cm^3 précédents ce qui ne représente qu'environ 20 % du volume total. Il en résulte une certaine constance dans la composition de l'air alvéolaire soit 15 % d'O_2 et 5 % de CO_2. La respiration correspond à un travail musculaire, lui-même consommateur d'O_2 : chez l'homme au repos la ventilation est de 5 litres par minute et la consommation respiratoire est de l'ordre de 2,5 cm^3 d'O_2 soit 0,5 cm^3 d'O_2 par litre. Au cours de l'effort, il y a hyperventilation et le coût respiratoire augmente : 1 cm^3/L pour une ventilation de 10 L/min, 2 cm^3/L pour une ventilation de 50 L/min. Au maximum, le coût respiratoire ne peut excéder 3 % de l'O_2 total consommé. Ces valeurs sont beaucoup plus faibles que celles nécessaires à la respiration branchiale en raison de la viscosité élevée de l'eau par rapport à celle de l'air (les mesures sont difficiles voire impossibles, certains auteurs estiment que le coût de la respiration branchiale peut atteindre 30 à 50 % de l'O_2 total consommé).

➤ Ventilation des poumons tubulaires

Chez les oiseaux, le cheminement de l'air entre les sacs aériens et les poumons a été décrit au paragraphe 2.2.3, mais quel en est le moteur ? Les muscles thoraciques sont principalement inspirateurs et les muscles abdominaux expirateurs. Le diaphragme n'a pas de fonction. Même si tous les oiseaux ne volent pas et si certains mammifères en sont capables, la perfusion des parabronches par de l'air riche en O_2 correspond bien aux besoins qu'exige le vol et en particulier en altitude. Des comparaisons faites entre le lapin et la poule de même masse et qui ne volent ni l'un ni l'autre, montrent qu'au repos les oiseaux respirent plus amplement mais moins fréquemment que les mammifères.

➤ Ventilation des systèmes trachéens

Chez quelques trachéates, la simple diffusion prévaut mais, dans la plupart des cas, l'air est mis en mouvement. Rappelons que les trachées s'anastomosent, forment un réseau et sont renflées en certains endroits pour former des sacs aériens. Le brassage le plus simple est réalisé par les mouvements musculaires qui exercent une pression sur les trachées ou les sacs aériens : chez le criquet, par exemple, les muscles thoraciques compriment les trachées au cours du vol et provoquent le rejet d'air chargé en CO_2 vers l'extérieur ; au relâchement musculaire, les trachées reprennent leur diamètre initial grâce aux ténidies ce qui favorise l'entrée d'air enrichi en O_2. L'expiration est généralement active, l'inspiration passive. Chez quelques insectes, il s'établit même une circulation aérienne ainsi, au cours du vol chez le sphinx (lépidoptère), l'air riche en O_2 entre par les stigmates thoraciques et ressort chargé de CO_2 (et échauffé) par les stigmates abdominaux.

2.4.2 Diversité des moteurs ventilatoires assurant la convexion du milieu intérieur

a) Drainage des gaz dissous par un liquide intérieur circulant

Chez les trachéates, l'hémolymphe ne joue aucun rôle dans le transport des gaz respiratoires et ne les draine pas pas. Cependant, à l'extrémité des trachéoles, le liquide trachéolaire est réduit lorsque la demande en O_2 augmente, ce qui accroît la surface d'échange entre l'air et l'organe à oxygéner.

Dans la respiration pulmonaire, décrite chez les amphibiens et les mammifères, les capillaires pulmonaires drainent l'O_2 et évacuent le CO_2 au niveau des alvéoles. Il n'y a pas de sens préférentiel dans la circulation des deux fluides, les échanges se font progressivement selon la ΔpO_2 (figure 2.16).

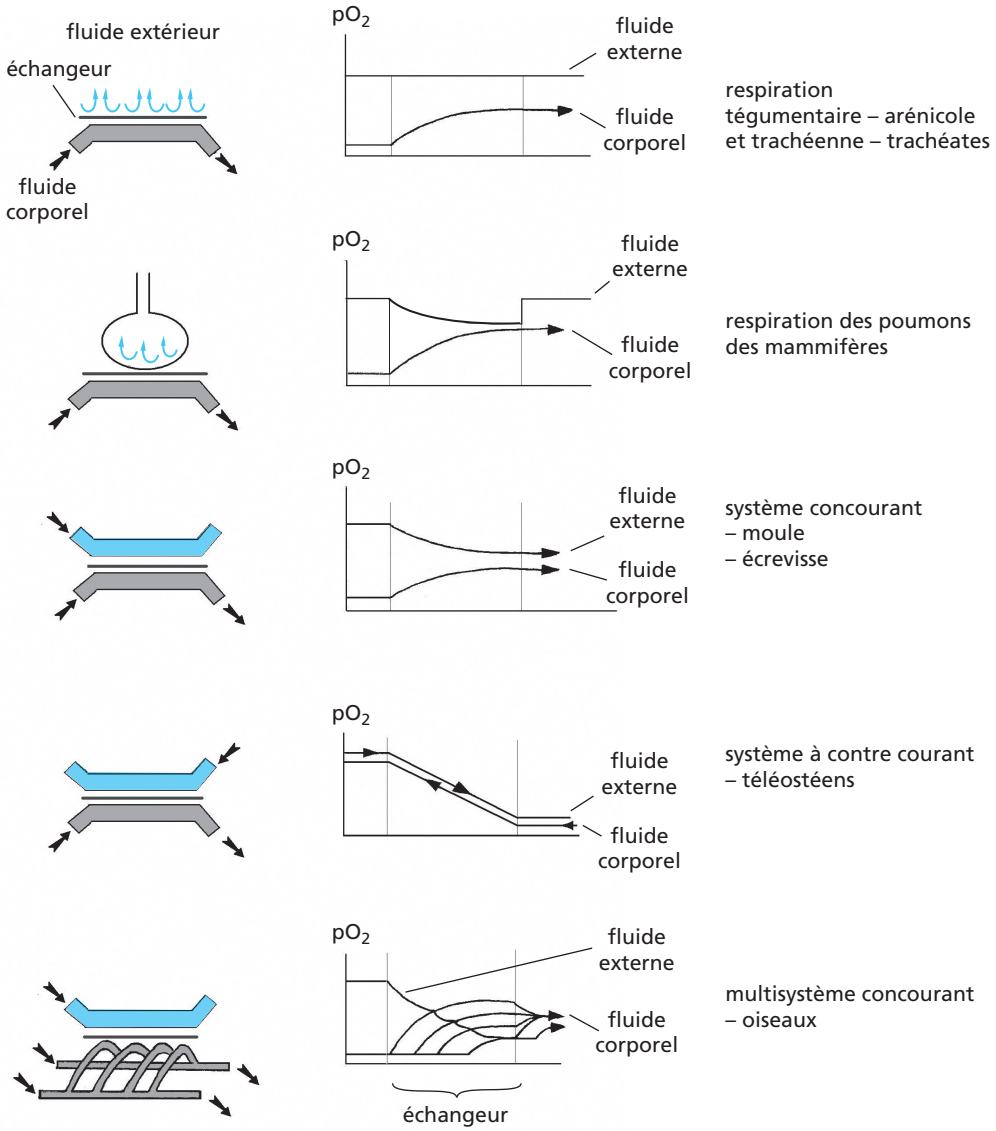


Figure 2.16 Représentation schématique des divers types d'échanges.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Voir TP1, § 1.2.4 et figure TP1.12

Chez les amphibiens, cette ΔpO_2 est moindre que chez les mammifères car le cœur n'est pas cloisonné au niveau des ventricules et les sangs oxygéné et carbonaté s'y mélangent. L'oreillette droite reçoit des tissus du sang chargé en CO_2 et par l'échangeur cutané du sang chargé en O_2. L'oreillette gauche reçoit du sang chargé de O_2 venant des poumons (figure 2.17). Le léger décalage des contractions auriculaires et la présence d'une valvule spirale au niveau du bulbe cardiaque orientent le sang hématosé vers les organes et celui qui l'est moins vers les poumons et la peau.

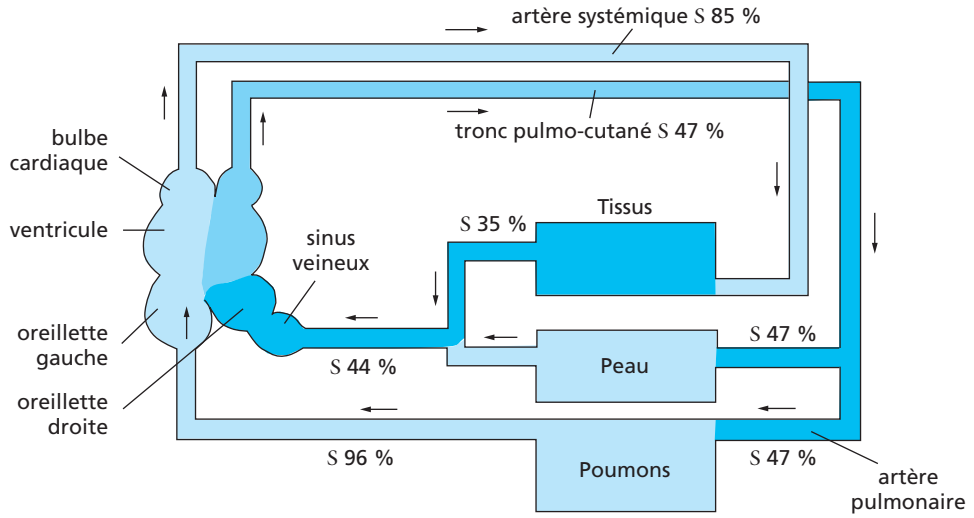


Figure 2.17 Schéma de l'appareil circulatoire de la grenouille. S indique le degré de saturation du sang en dioxygène.

Chez les mammifères, le cloisonnement cardiaque sépare un cœur gauche et un cœur droit. Le sang riche en CO_2 venant des veines caves arrive à l'oreillette droite passe dans le ventricule droit puis est envoyé vers les poumons. Le sang oxygéné revient à l'oreillette gauche par les veines pulmonaires, est envoyé vers le ventricule gauche puis l'aorte et est ensuite distribué aux organes par le système artériel (figure 2.18 et figure 17.2, cahier couleur p. 9). Un tel système est qualifié de **double circulation** car les sangs carbonaté et oxygéné sont séparés au niveau cardiaque. L'échangeur ne reçoit que du sang riche en CO_2 et pauvre en O_2, ce qui augmente à ce niveau la Δp pour ces 2 gaz.

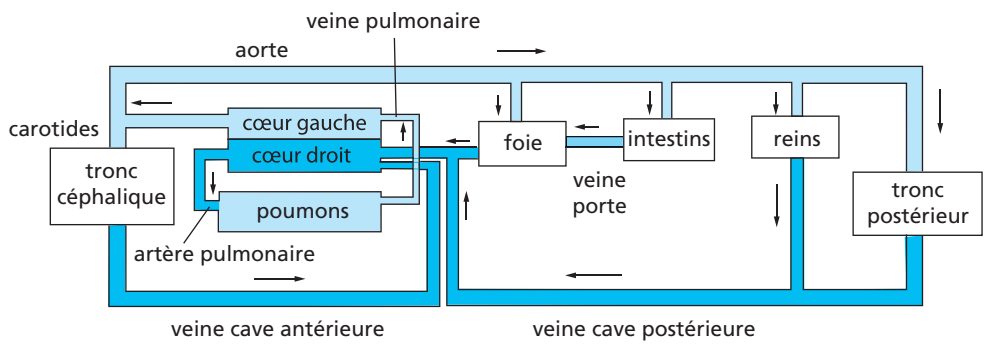


Figure 2.18 Schéma de l'appareil circulatoire des mammifères.

Chez les poissons, l'eau du compartiment externe et le sang du compartiment interne, circulent en sens inverse. Ces échanges à **contre-courant** aboutissent, par sommation des échanges le long de la surface respiratoire, à une prise en charge maximum d'O_2 par l'organisme

(figures 2.16 et 2.20). Chez la moule et l'écrevisse, l'appareil circulatoire est ouvert, c'est-à-dire que l'hémolymphe, propulsée dans le réseau artériel, irrigue les organes puis entre dans un système de lacunes. Chargée de CO_2, elle est drainée par un système branchial afférent, hématosée au niveau des branchies puis l'hémolymphe oxygénée des vaisseaux efférents regagne le cœur (figure 2.19). L'efficacité d'extraction de l'O_2 est réalisée plus ou moins efficacement par les différentes espèces d'écrevisses. Celles qui ne sont capables que d'une faible extraction sont inféodées à des milieux riches en O_2 : par exemple *Astacus torrentium* ne peut vivre que dans des eaux bien oxygénées, alors qu'*Orconectes limosus* supporte des eaux chaudes et boueuses.

Chez la moule, malgré un faible taux d'extraction de l'O_2 (de l'ordre de 10 %), l'apport est largement suffisant pour l'animal lorsqu'il est immergé. À marée basse, elle se trouve en hypoxie, au retour de l'eau, le taux d'extraction de l'O_2 est fortement augmenté (de l'ordre de 25 %) pour compenser la dette d'oxygène.

Le cœur de ces animaux est traversé par du sang oxygéné. Le système d'échange est moins efficace que si l'appareil circulatoire était clos parce que la pression et le débit de l'hémolymphe qui traverse les branchies sont faibles. Chez certains lamellibranches et crustacés, il existe des cœurs accessoires qui accroissent cette pression avant la traversée des branchies. Chez les poissons, l'appareil circulatoire est clos et les branchies sont irriguées à la sortie du cœur (figure 2.20) qui est traversé par du sang chargé en CO_2. Lorsque le cœur est traversé par du sang d'une seule qualité, oxygéné ou carbonaté, on parle de **simple circulation**.

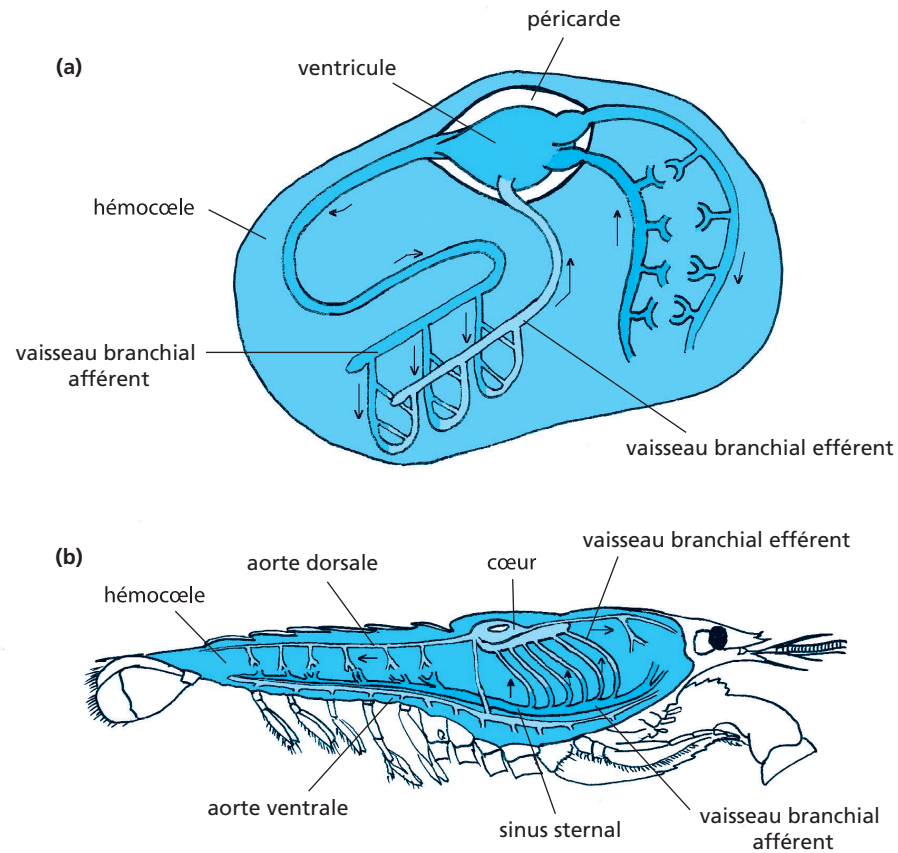


Figure 2.19 Schéma de l'appareil circulatoire.
(a) chez la moule, **(b)** chez l'écrevisse.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

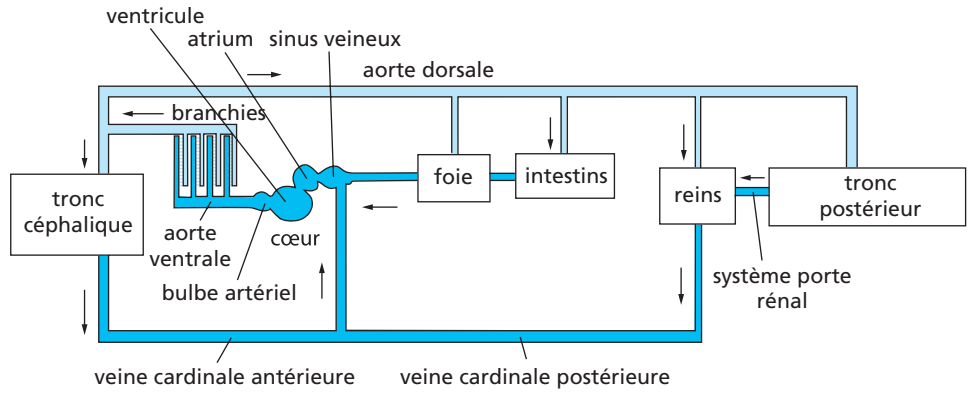


Figure 2.20 Schéma de l'appareil circulatoire chez les poissons.

Chez l'arénicole et chez les oiseaux, les appareils circulatoires sont clos (figure 2.21). Au niveau de la surface d'échange, les vaisseaux afférents se subdivisent en un réseau complexe et irrégulier de nombreux capillaires, dans lesquels le sang ne circule pas forcément à contre-courant du flux extérieur. À la sortie de l'échangeur, les capillaires contenant des sangs plus ou moins oxygénés se regroupent en un vaisseau efférent où la pression partielle en O_2 est supérieure à celle du fluide extérieur. Ce dispositif est un **multisystème concourant** (figure 2.16).

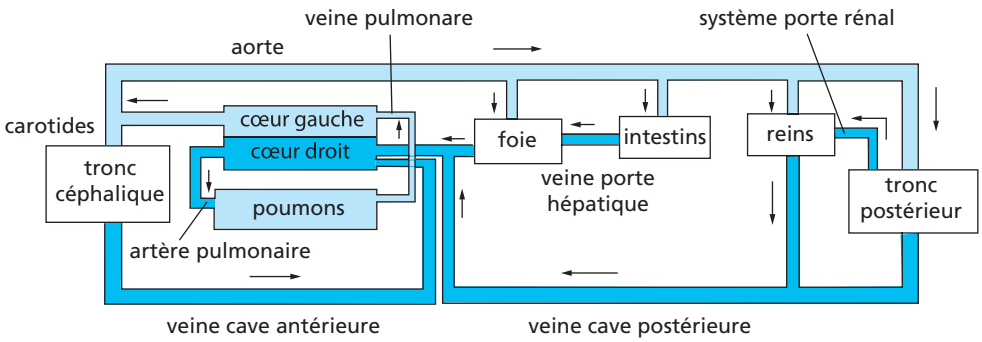


Figure 2.21 Schéma de l'appareil circulatoire des oiseaux.

b) Augmentation du transport des gaz dissous par des pigments respiratoires

La faible solubilité de l'O_2 dans les liquides, donc dans le sang implique, en cas de besoins élevés, d'augmenter la prise en charge de l'O_2 dans le sang ou l'hémolymphe ; c'est ce qui est réalisé chez la majorité des animaux triblastiques grâce à des transporteurs du dioxygène. Il s'agit de protéines dont la structure abrite un ou plusieurs atomes métalliques, elles sont parfois colorées, c'est pourquoi on les appelle « des pigments respiratoires », elles lient réversiblement l'O_2 avec une forte affinité. Le CO_2 est 30 fois plus soluble que l'O_2, mais il peut également être transporté par les pigments respiratoires.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 2, § 2.4.3b

Certains pigments sont libres dans le sang ou l'hémolymphe ou bien séquestrés dans des cellules sanguines. On distingue plusieurs classes de pigments respiratoires en fonction des métaux qu'ils contiennent : fer ou cuivre. Le tableau 2.5 résume la situation dans les différents exemples qui ont été abordés plus haut.

L'**hémoglobine** de l'arénicole, dissoute dans le sang, a une forte affinité pour l'O_2. Dans son terrier, l'animal est environné d'eau où la pO_2 est d'environ 150 mm de Hg. Grâce à cette forte

TABLEAU 2.5 LES DIFFÉRENTS PIGMENTS RESPIRATOIRES CHEZ QUELQUES ANIMAUX.

animal	pigment	métal	hème	Pigment libre	Pigment séquestré	Affinité P50 en kPa	Pouvoir oxyphorique en mmol/l
Arénicole	Érythrocruorine = hémoglobine libre	Fe^{++}	+	+		0,26 à 0,4	5
Moule	hémocyanine	$2Cu^{++}$ à $2Cu^{+}$		+		2,5	0,2 à 1
Écrevisse							
Poissons	hémoglobine	$4Fe^{++}$/ mole	+		+	3 à 4	4,5 à 9
Amphibiens							
Mammifères							
Oiseaux							

affinité, le sang est toujours riche en O_2, 70 % sont transportés sous forme liée. Il est nécessaire que les tissus aient une affinité encore plus élevée pour que l'O_2 leur soit cédé. À marée basse, le pigment sert de réserve de O_2 mais elle s'épuise en 10 à 15 minutes, la respiration s'arrête et la circulation est très réduite. L'hémoglobine désoxygénée a alors un pouvoir tampon élevé qui limite les variations de pH liées au métabolisme anaérobie (accumulation d'acides propionique, succinique et acétique). Chez la moule, on retrouve la problématique de l'arénicole à marée basse. L'animal ferme hermétiquement les valves de sa coquille et adopte un métabolisme anaérobie. Pour couvrir ses besoins, elle stocke à marée haute des substrats fermentescibles comme le glycogène, le phosphagène, l'acide aspartique et l'acide malique qui sont transformés selon des voies métaboliques particulières et fournissent de l'énergie. Au retour de l'eau, l'activité est accrue pour évacuer ou recycler les produits terminaux du métabolisme anaérobie et pour reconstituer le stock de produits fermentescibles.

Voir chapitre 16

L'hémoglobine des vertébrés est toujours séquestrée dans des cellules sanguines : érythrocytes nucléés chez les poissons, les amphibiens, les reptiles et les oiseaux ; hématies dépourvues de noyau chez les mammifères. La cellularisation des transporteurs permet d'augmenter le nombre de molécules de pigments, donc le transport d'O_2, sans augmenter la viscosité et la pression osmotique du sang.

L'**hémocyanine**, pigment respiratoire à cuivre, est toujours libre, il en existe en fait de très nombreuses formes dont les pouvoirs oxyphoriques sont différents, elles ont une masse moléculaire élevée. Globalement, les hémocyanines sont moins performantes que les hémoglobines, à tel point que dans certains cas, leur utilité par rapport aux besoins de l'animal a été mise en doute. L'élévation de leur concentration permettrait d'élever la capacité de transport mais elle reste limitée car cela augmenterait fortement la viscosité du sang ou de l'hémolymphe.

Dans ce paragraphe, nous avons montré que la différence de pression partielle des gaz respiratoires de part et d'autre de la surface d'échange peut être augmentée par tous les moyens qui permettent leur renouvellement. Du côté externe, la mise en mouvement du fluide réclame un travail dont le coût est limité parce qu'il est lui-même consommateur d'O_2 et producteur de CO_2. Du côté interne, les échanges sont augmentés lorsque les gaz respiratoires sont canalisés dans un système clos et une double circulation. Indépendamment, la prise en charge de l'O_2 par des pigments respiratoires accroît considérablement la capacité de transport du milieu circulant. Lorsque les flux interne et externe sont opposés au niveau de l'échangeur, les transferts sont maximaux. Dans tous les exemples traités, ces flux sont modifiés en fonction des besoins. Dans le paragraphe suivant les mécanismes qui contrôlent ces échanges seront décrits.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

2.5 RÉALISATION D'EGR CONTRÔLÉS

D'expérience courante, nous savons qu'un exercice musculaire soutenu s'accompagne d'une augmentation de la ventilation pulmonaire. Il en est de même dans l'ensemble du règne animal et en particulier pour les exemples que nous avons choisis de développer.

2.5.1 Contrôle de la respiration branchiale

a) Chez l'arénicole

La concentration en O_2 du milieu contrôle directement le débit d'eau que l'animal provoque dans son terrier. Une pO_2 de 150 mm Hg correspond à l'équilibre (normoxie), au-dessus la ventilation est diminuée, le CO_2 s'accumule alors sous forme dissoute (acide carbonique et ion bicarbonate $+ H^+$) et provoque une acidose respiratoire. En-dessous la ventilation est augmentée mais vers une pO_2 de 100 mm Hg le manque d'O_2 oriente vers une réaction comparable à celle décrite plus haut pour l'animal à marée basse. Avant que le métabolisme anaérobie ne se mette en route, l'évacuation de CO_2 est augmentée ce qui entraîne une alcalose. Les récepteurs à la pO_2 semblent être localisés dans l'épiderme de la région caudale.

b) Chez la moule

Les mouvements des cils branchiaux sont toujours actifs car ils assurent la nutrition par microphagie. L'apport en O_2 est toujours largement excédentaire par rapport aux besoins, même avec un taux d'extraction assez faible (10 %). Après une période de fonctionnement anaérobie à marée basse, l'animal est en « dette d'oxygène » le retour de l'eau est marqué par une accélération des battements ciliaires.

c) Chez l'écrevisse

Les mouvements d'eau dans la cavité branchiale sont commandés par l'activité du scaphognathite. L'abaissement de la concentration de l'eau en O_2 est le stimulus principal (figure 2.22). Le centre régulateur de la ventilation est localisé dans la masse ganglionnaire sous-œsophagienne. L'augmentation de la pCO_2 ou la baisse du pH peuvent également accélérer les mouvements du scaphognathite.

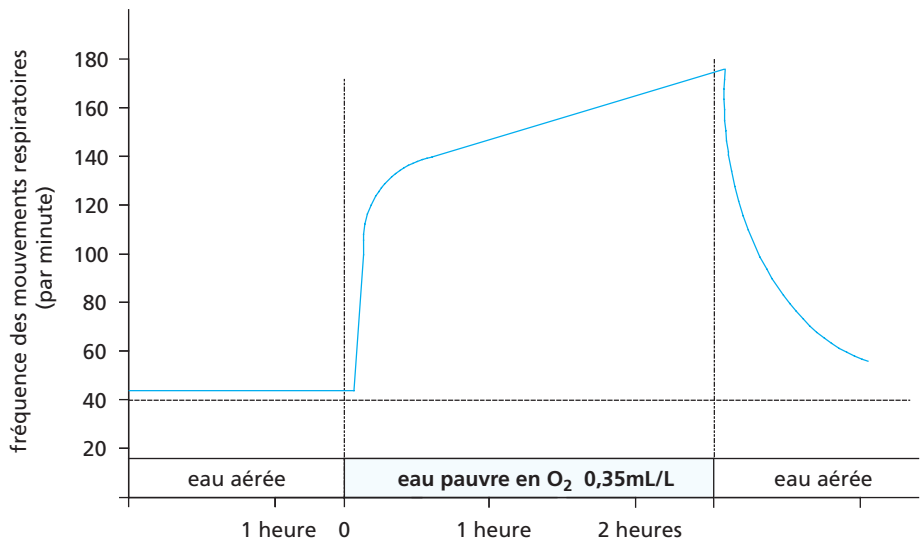


Figure 2.22 Contrôle de la ventilation branchiale chez l'écrevisse.

d) Chez les poissons

En fonction de l'activité, le pompage operculaire varie d'un facteur 1,5 en fréquence et 5 en volume. Le débit cardiaque est également augmenté ainsi que la circulation sanguine au niveau des lamelles branchiales où de nouveaux capillaires sont recrutés. Le stimulus déclenchant est la pO_2 sanguine au niveau branchial.

2.5.2 Contrôle de la respiration pulmonaire

Cette question a été bien étudiée chez les mammifères et l'homme en particulier, en relation avec l'exercice musculaire au cours duquel le rythme et le volume respiratoire sont augmentés. Chez les mammifères et les oiseaux, le métabolisme élevé lié à l'endothermie demande des mouvements constants des gaz respiratoires. Ces mouvements sont rythmiques et automatiques : il est impossible de se suicider en les arrêtant volontairement. L'inspiration et l'expiration sont commandées par des mécanismes nerveux complexes dont les centres sont bulbaires. Le taux de CO_2 est le stimulus principal, celui d'O_2 n'intervient que dans une plus faible mesure. Les variations en teneur de ces 2 gaz sont perçues directement ou indirectement par leur influence sur le pH sanguin. Des chimiorécepteurs situés dans les parois aortiques et carotidiennes sont sensibles à une élévation du CO_2 ou à une diminution de l'O_2, ils commandent une accélération de la ventilation. Des chimiorécepteurs bulbaires, sensibles à l'acidification du liquide céphalorachidien donc du sang, commandent également une accélération ventilatoire. La réponse pulmonaire est proportionnelle à l'écart par rapport à la valeur de consigne. Au niveau pulmonaire, des mécano-récepteurs sensibles à la distension des bronches, des bronchioles et des alvéoles commandent le ralentissement de la fréquence respiratoire (réflexe de Hering-Breuer). Des récepteurs proprioceptifs situés dans les tendons, les muscles, les articulations et les cartilages stimulent le rythme respiratoire dès le début du mouvement, ce qui permet d'anticiper sur les besoins. À ces mécanismes automatiques s'ajoutent des contrôles volontaires corticaux ou involontaires comme le stress ou l'hyperthermie.

Chez les amphibiens, le contrôle de la ventilation pulmonaire est moins strict car, comme expliqué plus haut, la succession inspiration/expiration n'est pas obligatoire et la respiration cutanée entre pour une large part dans les échanges. Cependant, des observations réalisées chez la grenouille et le crapaud montrent que la ventilation est régulée par des afférences nerveuses en relation avec des chimiorécepteurs situés dans le labyrinthe carotidiens sensibles à la pO_2. Il existe par ailleurs des mécanorécepteurs pulmonaires sensibles au CO_2.

2.5.3 Contrôle de la respiration trachéenne

Comme chez les vertébrés, l'activité provoque une forte augmentation des échanges respiratoire : ils sont multipliés par 400 chez l'abeille. Il existe donc un contrôle, il se fait au niveau des trachées, des trachéoles terminales et des stigmates.

Au cours de l'exercice, les muscles compriment les gros troncs trachéens et les sacs aériens ce qui facilite le renouvellement de l'air, le volume renouvelé à chaque mouvement peut atteindre 50 à 60 %. Comme expliqué plus haut, des connexions entre des troncs de gros diamètre assurent une véritable circulation entre les stigmates thoraciques inhalants et les abdominaux exhalants. Des contractions de certains muscles ont lieu même au repos, elles entretiennent une respiration de base. Ce mécanisme est commandé par les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale et coordonné par les ganglions sous-œsophagien et prothoracique sensibles à la pO_2 et à la pCO_2. Au niveau terminal des trachéoles, nous avons vu que l'O_2 est dissous dans le fluide trachéolaire avant de parvenir aux cellules. Lorsque les cellules sont actives, les produits issus du métabolisme provoquent une élévation de la pression osmotique qui crée un appel d'eau et la diminution du volume du liquide trachéolaire. Par ce mécanisme, l'air est rapproché des cellules et l'apport en O_2 est facilité.

L'ouverture des stigmates varie en fonction de la teneur en CO_2 et dans une moindre mesure de celle d'O_2.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Dans ce paragraphe, nous avons vu comment les échanges gazeux sont régulés. Les taux d'O_2 ou de CO_2 dissous interviennent directement ou indirectement en modifiant le pH sanguin ou hémolymphatique. La régulation porte essentiellement sur le volume et la fréquence de la ventilation. Chez les animaux à respiration aquatique, l'O_2 est la variable à laquelle les centres régulateurs sont le plus sensibles, en revanche, chez ceux à respiration aérienne le CO_2 agit de façon prépondérante. Toutefois, dans les deux cas, O_2 et CO_2 sont actifs, parfois sur des centres différents. Compte tenu de la forte solubilité du CO_2 dans l'eau, de sa combinaison pour former de l'acide carbonique et l'ion bicarbonate, il est évident que cette substance est une variable trop fluctuante pour déclencher une régulation précise chez les animaux à respiration aquatique. À l'inverse, l'O_2 abondant dans l'air, n'est pas la variable régulant principalement la respiration des animaux aériens.

CONCLUSION

La réalisation des échanges gazeux entre l'organisme animal et son milieu obéit à la première loi de Fick sur les flux à travers une surface d'échange. Les différentes surfaces ont été définies : tégument, branchies, poumons, trachées. À partir d'exemples pris chez les annélides (l'arénicole), les mollusques (la moule), les crustacés (l'écrevisse), les poissons (un téléostéen), les amphibiens (la grenouille), les mammifères et les oiseaux, les différents paramètres de la loi de Fick ont été déclinés (figure de synthèse).

Les surfaces d'échange branchiales, développées vers l'extérieur de l'organisme, correspondent à une respiration en milieu aquatique alors que les poumons et les trachées, surfaces développées vers l'intérieur, sont plus appropriés à une respiration aérienne. Dans les deux cas, les échanges sont optimisés lorsque la surface est étendue et que la distance séparant le milieu et les organes est diminuée.

D'autre part, le renouvellement des gaz au contact de la surface d'échange augmente le gradient entre le milieu et l'organisme. La canalisation du liquide intérieur (sang ou hémolymphe) qui transporte les gaz respiratoires, son orientation à contre-courant du fluide extérieur, sa propulsion par une pompe cardiaque, sa ségrégation en un compartiment clos puis la séparation des sangs carbonaté et oxygéné par une double circulation sont autant de moyen d'accroître les échanges. Enfin, la prise en charge de l'O_2 et son transport par des pigments respiratoires augmentent la capacité de transport de l'O_2.

La respiration trachéenne obéit à des mécanismes différents puisque l'air est conduit à proximité immédiate des cellules.

Il suffit d'imaginer ce qu'il advient d'un poisson sorti de l'eau et maintenu à l'air ou d'un mammifère maintenu sous l'eau pour constater que les modes respiratoires correspondent à la vie dans un milieu donné. Il est particulièrement intéressant d'étudier les mécanismes mis en œuvre chez les animaux qui vivent alternativement dans l'air et dans l'eau. À part quelques exceptions, un mode respiratoire est prépondérant, l'autre est une adaptation à l'anoxie comme chez l'arénicole ou la moule à marée basse ou chez les mammifères plongeurs en apnée. Les mécanismes régulateurs permettent d'apporter les gaz respiratoires à un niveau correspondant exactement aux besoins. Chez les animaux aquatiques, le taux d' O_2 est le signal régulateur principal, chez ceux à respiration aérienne c'est le CO_2. Dans tous les cas, ces régulations modulent un rythme de base automatique.

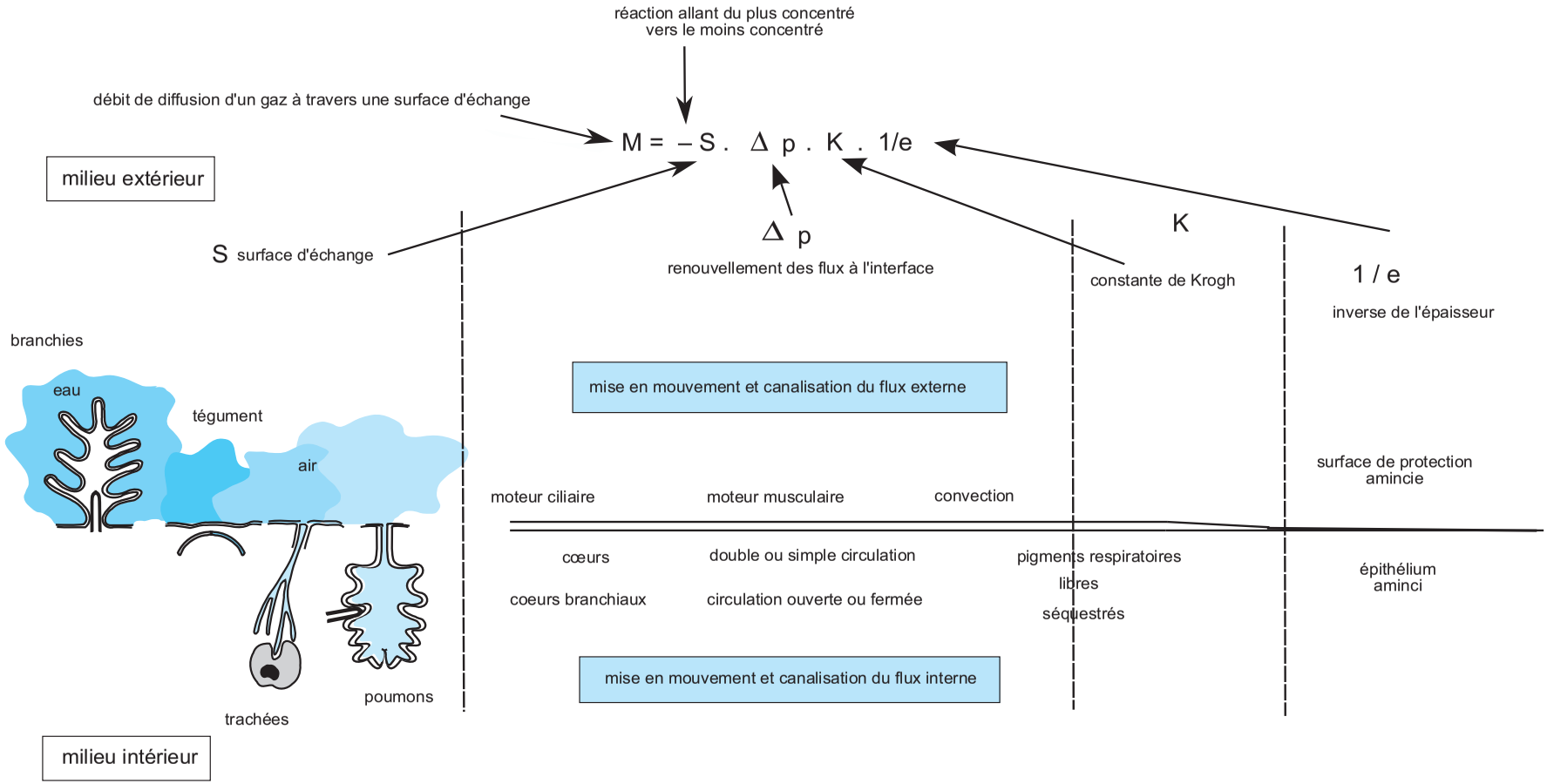


Figure de synthèse Déclinaison de la 1re loi de Fick au niveau des différents dispositifs anatomiques et physiologiques assurant les échanges gazeux respiratoires.

RÉVISER

L'essentiel

Les EGR sont réalisés par diffusion au niveau de surfaces d'échange. Si ces surfaces sont intériorisées, ce sont des poumons ou des trachées, si elles sont développées à l'extérieur, ce sont des branchies. Poumons et trachées assurent une respiration aérienne et les branchies une respiration aquatique.
Les échanges sont régis par la première loi de Fick, ils sont optimisés lorsque la surface est grande, son épaisseur faible et que la différence de pression partielle des gaz respiratoires de part et d'autre de l'échangeur est élevée.
La convexion des fluides de part et d'autre de la surface d'échange augmente la différence de pression partielle (Δp) d'O_2 et de CO_2. Lorsque les fluides externe et interne circulent en sens inverse le transfert est maximum. La prise en charge de l'O_2 par le sang ou l'hémolymphe est accrue par la présence de pigments respiratoires. Cette Δp est maximale lorsque l'appareil circulatoire est clos et qu'il est établi une double circulation.
La respiration trachéenne, réalisée notamment chez les insectes, apporte directement l'O_2 au contact de toutes les cellules de l'organisme, l'hémolymphe ne joue aucun rôle dans son transport.
Chez les animaux à respiration branchiale, les EGR sont régulés essentiellement par la baisse de la pO_2 ; chez ceux à respiration aérienne ils le sont principalement par l'élévation de la pCO_2.

Attention

- Si vous comparez différents systèmes respiratoires, ne dites pas que l'un est meilleur que l'autre, ils conviennent tous parfaitement aux animaux qui en sont pourvus, comparez en termes d'efficacité des EGR.
- Ne confondez pas les différentes lois de Fick.
- Ne confondez pas concentration et capacitance.
- Travaillez en même temps cours et TP qui sont complémentaires.
- Faites la corrélation entre ce chapitre et le chapitre 2 de l'ouvrage de 1re année ainsi que le chapitre 6 de cet ouvrage.
- Ne parlez pas de branchies chez les insectes, mais de trachéobranchies.
- Le sang veineux est celui qui va des organes au cœur et le sang artériel celui qui relie le cœur aux organes. Cette nomenclature ne tient pas compte de la charge du sang en O_2 ou en CO_2.
- Afférent veut dire « qui apporte » et efférent « qui évacue ».
- Ne confondez pas respiration dans l'eau et respiration des animaux aquatiques.
- Ne confondez pas diffusion et convection.

Mots-clés

- air résiduel
- alvéole
- amphibien
- arénicole
- branchie
- branchie filamenteuse
- branchie lamelleuse
- branchie physique
- capacitance
- capillaires aériens
- cellule trachéolaire
- constante de Krogh
- contre-courant
- contrôle de la ventilation
- diffusion
- échanges gazeux respiratoires
- échangeur
- écrevisse
- favéole
- fonction de nutrition
- grenouille
- hémocyanine
- hémolymphe
- loi de Fick
- mammifère • moule
- multisystème concourant
- oiseau
- parabronche
- poisson téléostéen
- poumon
- poumon parenchymateux
- poumon sacculaire
- poumon tubulaire
- respiration
- sac aérien
- sang
- stigmate
- surface d'échange
- tégument
- trachée
- trachéobranchie
- trachéole
- volume courant
- volume mort

S'ENTRAÎNER

QCM

1. La constante de Krogh est : ❑ a. exprimée en L/s, ❑ b. la même pour tous les gaz, ❑ c. pour le CO_2 plus forte dans l'air que dans l'eau, ❑ d. généralement plus élevée dans l'eau que dans l'air.

2. La respiration tégumentaire est : ❑ a. élevée chez les mammifères, ❑ b. impossible chez les reptiles, ❑ c. variable selon les saisons chez les amphibiens, ❑ d. le seul moyen de respirer chez tous les annélides.

3. Les branchies : ❑ a. servent toujours à une respiration aquatique, ❑ b. ne servent qu'à la respiration, ❑ c. sont présentes chez tous les poissons, ❑ d. chez les téléostéens reçoivent du sang artériel riche en CO_2.

4. La moule : ❑ a. à marée basse ne respire pas, ❑ b. à marée basse se déplace pour rester dans l'eau, ❑ c. à marée basse adopte un métabolisme anaérobie, ❑ d. a des branchies lamelleuses.

5. Les écrevisses : ❑ a. des espèces marines respirent comme les crabes, ❑ b. ont des branchies filamenteuses, ❑ c. ont un pigment respiratoire à cuivre, ❑ d. ont un appareil circulatoire clos.

6. Les oiseaux : ❑ a. ont un appareil circulatoire clos, ❑ b. ont des pigments respiratoires libres dans le sang, ❑ c. ont des poumons tubulaires, ❑ d. ont une double circulation, ❑ e. peuvent chanter en volant.

7. Les amphibiens : ❑ a. ont des branchies à l'état larvaires, ❑ b. ont des poumons parenchymateux, ❑ c. ont un appareil circulatoire clos, ❑ d. ont une simple circulation après la métamorphose.

8. Le surfactant : ❑ a. est riche en lipides, ❑ b. n'existe que chez les mammifères et les oiseaux, ❑ c. a des propriétés tensioactives, ❑ d. a une partie hydrophile orientée vers l'espace alvéolaire.

9. Les insectes : ❑ a. peuvent porter des branchies, ❑ b. ont des trachées d'origine ectodermique, ❑ c. ont une hémolymphe riche en pigments respiratoires à cuivre, ❑ d. ont une cuticule toujours imperméable aux gaz, ❑ e. ont un appareil circulatoire ouvert.

10. Les systèmes d'échanges : ❑ a. concourants se rencontrent chez les mammifères, ❑ b. à contre-courants se rencontrent chez les téléostéens, ❑ c. à multisystèmes concourants se rencontrent chez les oiseaux.

11. L'hémoglobine : ❑ a. peut être dissoute dans le sang ou séquestrée dans des cellules circulantes, ❑ b. contient du fer, ❑ c. peut contenir également du cuivre, ❑ d. peut transporter le CO_2.

12. La respiration est contrôlée : ❑ a. par une variation du taux de CO_2 chez les mammifères, ❑ b. par une variation du taux d'O_2 chez les poissons, ❑ c. par les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale chez les insectes, ❑ d. également par le pH.

13. La quantité de O_2 : ❑ a. exprimée en % reste constante dans l'air atmosphérique, ❑ b. diminue, en concentration absolue, en fonction de l'altitude, ❑ c. dissoute dans l'eau augmente avec la température, ❑ d. dissoute dans l'eau de mer est plus élevée que dans l'eau douce (à la même température).

14. La quantité de CO_2 : ❑ a. exprimée en % reste constante dans l'air atmosphérique, ❑ b. diminue, en concentration absolue, en fonction de l'altitude, ❑ c. dissoute dans l'eau augmente avec la température, ❑ d. dissoute dans l'eau de mer est plus élevée que dans l'eau douce (à la même température).

15. Chez l'arénicole : ❑ a. le sang contient de l'hémoglobine, ❑ b. l'appareil circulatoire est fermé, ❑ c. les branchies sont filamenteuses, ❑ d. la marée basse déclenche un réflexe d'enfouissement.

Questions de synthèse

Échanges gazeux respiratoires et milieux de vie.
Les branchies.
L'originalité de la respiration trachéenne.
La régulation des mouvements respiratoires chez les vertébrés à respiration aérienne.

Analyse de documents

Exercice 2.1 : S'élever et mourir !

La pression atmosphérique varie en fonction de l'altitude. On relève les valeurs suivantes :

Altitude	0	6 000 m	10 000 m	16 000 m
Pression atmosphérique	760 mm Hg	350 mm Hg	198 mm Hg	77 mm Hg

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

1. Tracez une courbe montrant la variation de la pression atmosphérique en fonction de l'altitude.
Sur les mêmes axes, représentez la pO_2 en fonction de l'altitude.
2. Sachant que chez l'humain la pression de vapeur d'eau dans les poumons est de 47 mm Hg, que se produirait-il si un humain était placé à une altitude où la pression atmosphérique est de 47 mm Hg ? Quelle est approximativement cette altitude ?

Exercice 2. 2 : Deux vers, ça va...

On compare les EGR pour l'O_2 chez 2 annélides : l'arénicole et l'amphitrite. L'amphitrite est un annélide sédentaire tubicole qui déploie en pleine eau sa partie antérieure qui porte un bouquet de branchies ; l'amphitrite présente la particularité de contenir un pigment respiratoire (hémoglobine) dans le cœlome.
Les valeurs de la pO_2 vont d'environ 150 mm Hg dans l'eau libre jusqu'à 70 mm Hg dans le microhabitat de l'amphitrite ou à l'extrême 15 mm Hg dans un terrier d'arénicole.
1. Interprétez les courbes de la figure 2.23.
2. Analysez le comportement des différents pigments respiratoires. Indiquez quelles en sont les conséquences sur les EGR de ces 2 espèces en relation avec leur biologie.

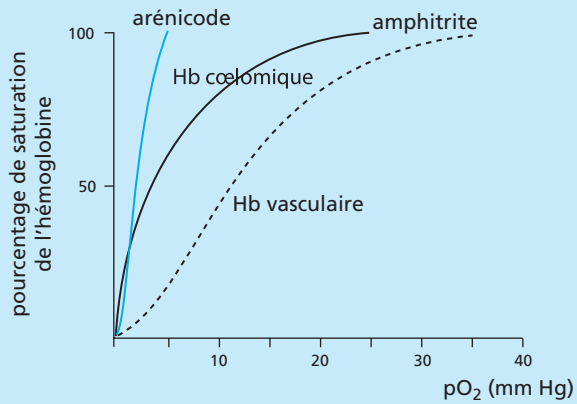


Figure 2.23 Courbes de dissociation de l'oxygène pour les pigments respiratoires de deux espèces de polychètes.

Échanges hydrominéraux entre l'organisme végétal et son milieu ; corrélations trophiques dans l'organisme végétal

CHAPITRE 3

Plan

3.1 Les caractéristiques générales des transferts sol – plante – atmosphère
3.2 L'absorption racinaire et la constitution de la sève brute
3.3 La circulation ascendante de la sève brute dans le xylème
3.4 La formation et la circulation de la sève élaborée dans le phloème

Introduction

L'autotrophie au carbone chez une plante (Voir *Biologie 1re année*, chapitre 6, § 6.1) est réalisée par les tissus chlorophylliens, majoritairement situés dans les feuilles, grâce à la photosynthèse qui conduit à l'élaboration de la matière organique nécessaire à la croissance, à l'entretien et à la reproduction. Les photoassimilats qui en sont issus permettent au reste de la plante non photosynthétique de se développer suite à leur exportation sous forme de sève élaborée. En contrepartie, les tissus photosynthétiques nécessitent pour fonctionner, en sus du CO_2 atmosphérique, un approvisionnement en eau et ions minéraux en provenance du sol ; il est réalisé via la sève brute. Le plant est donc parcouru par deux flux hydriques souvent opposés, l'un ascendant de sève brute ou hydrominérale, l'autre descendant ou ascendant de sève élaborée.

En dehors du métabolisme, l'eau est utilisée dans divers processus. La turgescence cellulaire assure le port érigé des organes non lignifiés. Elle intervient également dans la croissance cellulaire par auxèse. Enfin, la transpiration diurne des organes aériens (perte d'eau sous forme de vapeur) permet de lutter contre un échauffement excessif le jour.

La plante se comporte donc en système ouvert, puisant par ses racines l'eau dans le sol et la libérant sous forme de vapeur au niveau foliaire.

Il nous faut donc dans ce chapitre répondre aux questions suivantes :

- Quels sont les lieux et les mécanismes de prélèvement de l'eau et des ions minéraux du sol qui conduisent à l'élaboration de la sève brute ?
- Comment celle-ci transite-t-elle au sein du végétal ? À quelle vitesse ? Selon quel(s) moteur(s) ?
- Comment se réalise le flux sortant d'eau au niveau foliaire ? Quels en sont les mécanismes de régulation et comment participent-ils à la réalisation de l'équilibre hydrique du plant ?
- Comment est synthétisée la sève élaborée ? Quels facteurs déterminent son sens et sa vitesse de circulation ?

Nous envisagerons tout d'abord les caractéristiques générales des transferts liquidiens. Suivra l'analyse de la formation et de la circulation de la sève brute. Les mêmes aspects relatifs à la sève élaborée termineront ce chapitre. Les deux derniers points seront l'occasion de souligner les liens entre la structure des diverses cellules en jeu et les fonctions qu'elles assurent.

3.1 LES CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DES TRANSFERTS SOL – PLANTE – ATMOSPHÈRE

Les plantes sont très riches en eau : entre 85 et 95 % de la masse fraîche. Mais ce qui est plus étonnant est que les quantités d'eau qui transitent au sein d'une plante sont tout aussi considérables. Un plant de maïs adulte rejette chaque jour par transpiration la moitié de sa masse d'eau totale soit de l'ordre de 400 g ; rapporté à un hectare, cela représente environ 30 m^3 (ou 30 t) par jour pour un champ de maïs. Dans le cas d'une chênaie, un hectare vaporise de l'ordre de 4 000 m^3 d'eau sur une année. Ainsi, en zone tempérée atlantique, sur les 700 à 800 mm de précipitations annuelles, 400 mm sont transpirés et les 300 à 400 mm restants sont infiltrés et alimentent les nappes phréatiques.

Comment peut-on mettre en évidence ces transferts au sein de la plante et entre la plante et son milieu ? Quelques observations ou expériences sont proposées dans ce paragraphe pour démontrer l'existence, la nature et les lieux des transferts.

3.1.1 Les sèves : composition, sens et vitesses de circulation

a) Deux systèmes de circulation au sein de la plante

➤ La sève brute

Voir « le xylème » dans *Biologie 1re année* : chapitre 13, § 13.2.3 et TP13, § 13.2.2b

Si l'on plonge un pétiole de céleri dans une solution de rouge carmin et que l'on réalise des coupes transversales à différents niveaux, la coloration est observée dans les parties supérieures du pétiole au niveau des trachéides et des vaisseaux du xylème. Ainsi est mise en évidence une circulation ascendante de liquide dans un tissu spécialisé, le xylème. C'est pourquoi on qualifie aussi de **sève xylémienne** la sève brute.

➤ La sève élaborée

En plaçant une feuille dans une atmosphère où le CO_2 est marqué par du carbone radioactif, on détecte par autoradiographie ce carbone (figure 3.1, zones noires de la figure), incorporé dans des molécules organiques, dans toutes les parties de la plante. Cette distribution relève de la circulation de la sève élaborée. La figure 3.1 montre que depuis la feuille productrice (en noir) les produits de la photosynthèse, appelés **photoassimilats**, ont migré aussi bien vers la base de la tige que vers le sommet (bourgeon). La circulation est donc à la fois descendante et ascendante. C'est une différence notable avec le flux de sève brute qui n'est qu'ascendant. Une autre différence résulte du lieu de circulation : la sève élaborée circule dans les tubes criblés qui caractérisent le phloème d'où son autre appellation de **sève phloémienne**.

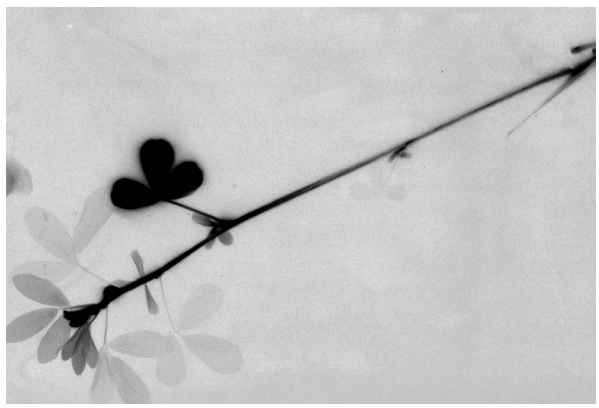


Figure 3.1 Résultats de l'autoradiographie après avoir fourni du $^{14}CO_2$ à une feuille.
Plus la zone est sombre, plus elle est riche en ^{14}C. La feuille qui a été mise en atmosphère $^{14}CO_2$ est la plus sombre. À partir d'elle, les produits de synthèses ont été distribués par la sève élaborée vers les deux extrémités de la plante. (*C. Girousse, INRA Clermont-Ferrand*)

b) Comparaison des compositions des sèves

La sève brute se recueille en créant une dépression sur un rameau fraîchement coupé : ceci permet d'aspirer la sève qui s'y trouve. Pour la sève élaborée, elle est déterminée soit par des décortications partielles, soit à l'aide de pucerons. Ces derniers plongent leurs stylets dans le phloème pour se nourrir. On peut alors, en ne gardant que les stylets, les utiliser comme un drain et recueillir la sève élaborée.

La sève brute (tableau 3.1) est une solution très diluée : le résidu sec est de l'ordre du gramme par litre (par comparaison, celui de l'eau de mer est de 33 g/L). Sa pression osmotique est comprise entre 0,02 et 0,2 MPa. Elle ne contient pas de sucre et très peu de molécules organiques (au chapitre 4, on verra que sa composition change au cours des saisons). La sève élaborée

Voir « le saccharose », *Biologie 1re année*, chapitre 2, § 2.2.3a

est une solution presque 100 fois plus concentrée que la sève brute : sa pression osmotique s'échelonne de 0,6 à 3 MPa. Elle contient essentiellement du saccharose mais jamais d'hexoses. Le saccharose, sucre non réducteur, est moins réactif que d'autres glucides et a donc moins de chance d'être transformé au cours de son transfert. Des protéines, des acides aminés, des phytohormones et des ions minéraux sont également présents ainsi que parfois des virus. Son pH est alcalin.

Tableau 3.1 Composition des sèves de *Nicotiana glauca* en mmol.L^{-1}.

	Ca^{2+}	Mg^{2+}	K^+	Na^+	NO_3^-	Fe	PO_4^{3-}	Saccharose	Acides aminés	pH
Sève brute	4,7	1,4	5,2	2,0	NA	0,01	2,2	ND	2,2	5,7
Sève élaborée	2,1	4,3	94,0	5,0	ND	0,17	14,0	460,0	83,0	7,9

ND : non détectable ; NA : non disponible

c) Lieux et vitesses de circulation

Voir « les ponctuations », *Biologie 1re année*, TP 13, § 13.2.2b

La sève brute circule dans les **trachéides** chez les Pinophytes et dans les éléments de **vaisseaux** chez les Angiospermes. Elle passe à travers les ponctuations (zones sans paroi secondaire) des trachéides ou les perforations (zones sans paroi) des vaisseaux. Le grand diamètre de ces derniers (de l'ordre de 50 à 200 µm) facilite les flux comme le montre l'application de la loi de Poiseuille (§ 3.1.3a). Le débit d'un liquide dans un conduit cylindrique est en effet fonction du rayon de ce conduit à la puissance 4 ; donc, pour une hausse du diamètre d'un facteur 2, le débit est multiplié par 16. Cela permet d'expliquer des vitesses de 6 m/h au sein des vaisseaux (encart 3.1).

ENCART 3.1

Comment mesurer le débit et la vitesse de circulation de la sève brute ?

La mesure du débit de sève est un moyen d'estimer les besoins en eau d'une plante et ainsi d'évaluer l'irrigation nécessaire d'une parcelle. Une des méthodes les plus couramment utilisées est celle du bilan de chaleur.

Un ruban chauffant est placé autour du tronc dont il va élever la température. Il en résulte les flux de chaleur suivants :

- les flux conductifs Q_{am} et Q_{av} selon l'axe du bois, respectivement vers l'amont et vers l'aval ;
- le flux convectif Q_{lat} réalisé par l'air environnant ;
- la chaleur Q_{sto} emmagasinée par le bois échauffé dans le volume enveloppé par le ruban chauffant ;
- le flux convectif $Q_{sève}$ associé au débit de sève.

Ces flux sont mesurés grâce à des thermocouples et, connaissant la puissance W du ruban chauffant, on peut écrire :

$$W = Q_{am} - Q_{av} + Q_{lat} + Q_{sto} + Q_{sève} \quad (1)$$

Le flux de chaleur associé à la sève est proportionnel au débit :

$$Q_{sève} = C_{eau}.D_s.\Delta T \quad (2)$$

C_{eau} est la chaleur volumique de l'eau à laquelle on assimile la sève brute, T la différence de température entre l'amont et l'aval du ruban et D_s le débit que l'on cherche. Ainsi le débit peut être calculé :

$$D_s = (W - Q_{am} + Q_{av} - Q_{lat} - Q_{sto})\ (C_{eau}.\Delta T) \qquad (\text{en } m^3/s)$$

La figure 3.13 donne un exemple de résultat sur les débits au cours d'une journée. La vitesse peut ensuite être déduite en divisant le débit par la surface des vaisseaux du xylème.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

La sève élaborée circule dans les **tubes criblés,** cellules en survie de 50 à 5 000 µm de longueur et de 5 à 100 µm en largeur. Leur contenu, désigné par le terme de mictoplasme est le résultat de la dégénérescence du noyau, de la vacuole et de divers organites comme l'appareil de Golgi, dont les produits sont mélangés au cytosol. Ce ne sont donc pas de simples « tuyaux » comme les trachéides ou les éléments de vaisseaux ; les membranes plasmiques subsistent en particulier et ont un rôle essentiel dans la charge et la décharge. Les constituants de la sève élaborée, eau et solutés divers transitent donc par cette « matrice » faite d'un mélange de « suc vacuolaire » et de cytoplasme. Ces tubes communiquent entre eux par des cribles, sortes de perforations multiples, soit terminaux, soit latéraux. Le diamètre des pores est compris entre 1 et 15 µm (soit nettement supérieur au calibre d'un plasmodesme). La sève élaborée circule à une vitesse de l'ordre du mètre par heure (de 0,3 à 1,5 m/h). Des cellules compagnes sont associées aux tubes. Ce sont de véritables cellules de transfert (encart 3.4), au métabolisme élevé. Elles fourniraient, par le biais de plasmodesmes digités, de l'ATP, des protéines et des ARN aux tubes criblés

3.1.2 Les transferts d'eau entre la plante et son milieu de vie

a) Les plantes terrestres exploitent deux milieux, sol et atmosphère

Voir « les échanges gazeux chloro-phylliens », *Biologie 1re année*, chapitre 6, § 6.1.1b

➤ L'atmosphère

Les plantes terrestres effectuent divers échanges avec l'atmosphère :

- rejet de dioxygène et absorption de dioxyde de carbone,
- absorption de dioxygène et rejet de dioxyde de carbone (échanges gazeux respiratoires),
- rejet d'eau sous forme vapeur (transpiration).

L'atmosphère constitue donc un milieu de vie pour le végétal, milieu qui est caractérisé par son excellente transmission de la lumière, sa très faible portance et sa pauvreté en eau. **L'humidité relative** (HR) est le rapport, en pourcentage, de la pression partielle de la vapeur d'eau dans l'air à la pression partielle de vapeur d'eau saturante de cet air, à une température donnée. Pour fixer les idées, une teneur en eau de 9 $g.m^{-3}$ donne une HR de 50 % à 20 °C (ceci correspond à une humidité moyenne) mais, si l'on passe à 35 °C, l'HR n'est plus que de 20 % (il s'agit alors d'un air très sec). À l'inverse, à 5 °C, l'eau en excès se condense donnant du brouillard. Le potentiel hydrique de la vapeur d'eau dans l'atmosphère s'exprime en fonction de l'humidité relative HR :

$$\Psi_v = R.T.\ln(HR)/V_m \qquad (3.1)$$

où R est la constante des gaz parfaits (R = 8,3 $J.K^{-1}.mol^{-1}$), T la température absolue (en K) et V_m le volume molaire de l'eau (18.10^{-6} $m^3.mol^{-1}$). Des taux de HR courants (de 50 à 70 %) à 20 °C se traduisent par des potentiels extrêmement bas, de l'ordre de –50 à –100 MPa.

➤ Le sol

Les plantes terrestres exploitent aussi le sol où leurs racines sont installées. C'est un milieu très différent de l'atmosphère : la lumière n'y pénètre que sur quelques centimètres ; sa densité est élevée puisqu'il est formé de particules minérales et de matières organiques ; la solution hydro-minérale qu'il retient est diluée en général. En considérant un sol saturé en eau suite à une pluie, on est amené à distinguer deux fractions aqueuses, l'**eau gravitaire** ou non liée qui s'infiltre en quelques heures (processus dit de ressuyage) et n'est donc que peu disponible pour les besoins du plant, et l'**eau liée** car adsorbée sur les surfaces anioniques des complexes argilo-humiques en raison du caractère dipolaire de la molécule d'eau. Pour celle-ci, au fur et à mesure de l'absorption racinaire et de l'assèchement du sol par évaporation, le film d'eau liée s'amenuise et les forces de capillarité aux interfaces eau/air abaissent de plus en plus le potentiel hydrique, rendant l'eau de moins en moins disponible (figure 3.2). La fraction d'eau susceptible d'être prélevée par la plante se situe dans un intervalle dont les limites sont :

- la **capacité au champ** ou **capacité de rétention maximale**, situation acquise après ressuyage et pour laquelle le potentiel hydrique est élevé ; seule intervient la composante osmotique, $\boldsymbol{\Psi_o = -R.T.C_s}$ avec C_s l'osmolarité ou concentration en particules de solutés ;

elle est modeste, de l'ordre de –0,02 à –0,05 MPa (la composante matricielle est alors nulle car le sol est saturé en eau) ;

- le **point de flétrissement** permanent, état pour lequel le potentiel de l'eau liée se situe aux environs de – 1,5 MPa, en raison notamment de la forte contribution matricielle (§ 3.1.3a).

Hors de cet intervalle le système racinaire n'est plus capable de développer un potentiel plus faible pour capter l'eau.

La fraction d'eau disponible varie en fait en fonction de la composition granulométrique et minéralogique du sol. Les sols argileux possèdent une forte capacité au champ (de l'ordre de 60 à 70 % d'eau rapportés à la masse sèche du sol) par suite de l'abondance des micropores et des larges surfaces d'adsorption des argiles, à la différence des sols sableux dont le pouvoir de rétention de l'eau est bien plus modeste (de l'ordre de 20 à 30 %). Si on prend également en compte les teneurs en eau différentes au point de flétrissement, un sol argileux possède une réserve en eau disponible de 30 à 40 % environ alors qu'elle n'est que de 15 à 20 % pour un sol sableux.

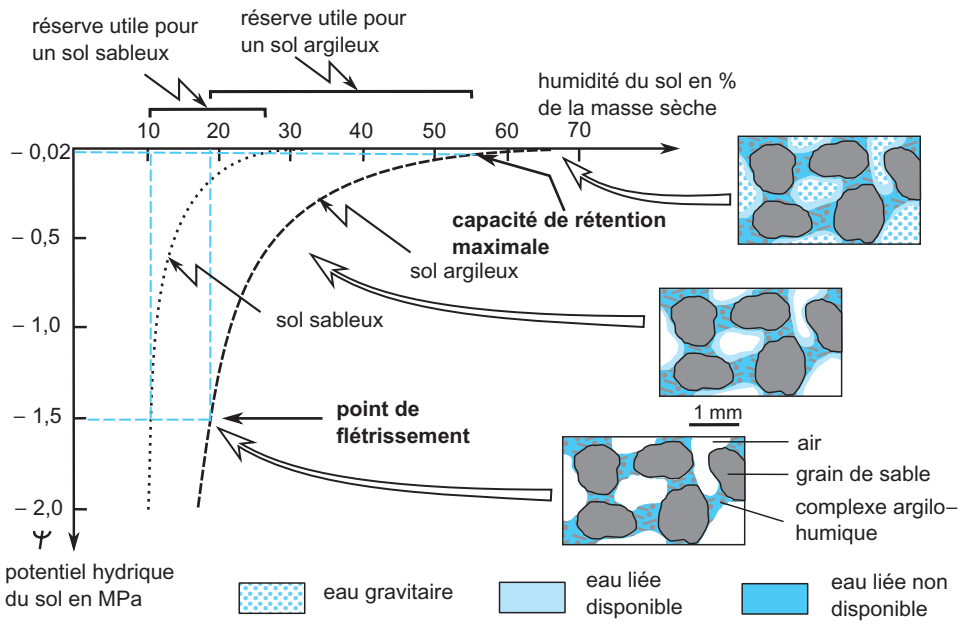


Figure 3.2 Évolution du potentiel hydrique du sol en fonction de l'humidité et représentation des diverses fractions d'eau.

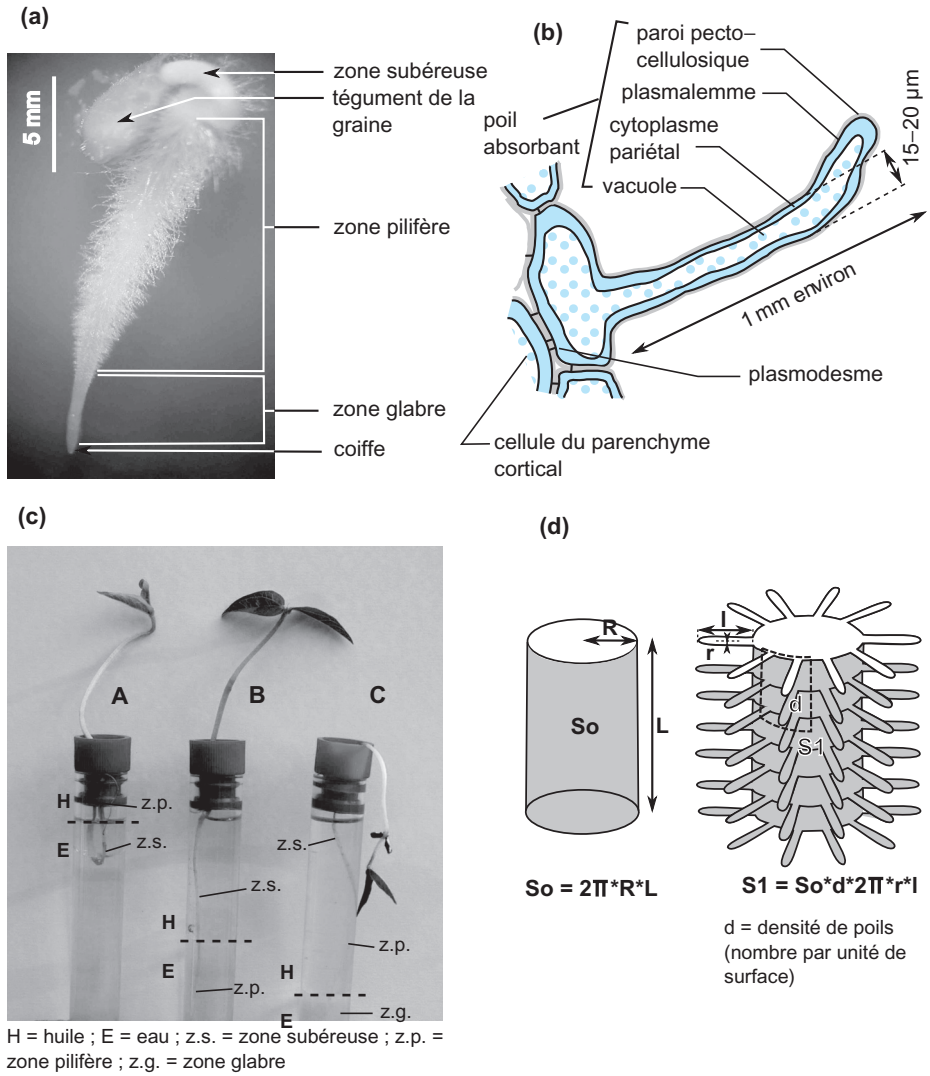
Mais comment cette eau est-elle puisée puis utilisée par la plante ?

b) La surface d'échanges racinaire

La zone subterminale des jeunes racines est recouverte sur quelques centimètres de poils absorbants d'où son nom de **zone pilifère** (figures 3.3a et 3.3b). Chaque poil correspond à une cellule cylindrique, allongée radialement, de quelques millimètres de longueur pour un diamètre de 10 à 15 µm, qui établit un contact étroit avec le sol. La forte densité de ces poils (quelques dizaines à une centaine par mm^2) et leur forme même contribuent à augmenter considérablement la surface de contact (d'un facteur qui peut atteindre ou dépasser 10 – figure 3.3d) et donc d'échanges avec le sol. Leur paroi très fine et pecto-cellulosique assure une excellente perméabilité à l'eau tout comme leur plasmalemme riche en aquaporines. L'expérience suivante (figure 3.3c) où des racines sont plongées dans de l'eau surmontée d'huile montre que l'absorption de l'eau se fait essentiellement dans la zone pilifère (plant B) mais également au niveau de la zone subéreuse (plants A et B), du moins tant que celle-ci est jeune. Le plant C dont seule la zone glabre est en contact avec l'eau fane de son côté.

Voir « les aquaporines », *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.3b

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.



H = huile ; E = eau ; z.s. = zone subéreuse ; z.p. = zone pilifère ; z.g. = zone glabre

Figure 3.3 La zone pilifère et son rôle.

(a) organisation d'une jeune racine de tomate ; **(b)** architecture d'un poil absorbant ; **(c)** expérience sur de jeunes plantules de soja visant à montrer le rôle de chaque zone dans l'absorption d'eau (plant A : zone subéreuse ; plant B : zones pilifère et subéreuse ; plant C : zone glabre ; **(d)** quantification de l'augmentation de la surface d'échanges par les poils absorbants.

Par ailleurs cette zone est régénérée en permanence à son pôle apical par suite de la croissance de l'apex racinaire alors qu'elle disparaît graduellement sur son pôle distal ce qui conduit la zone pilifère à exploiter de nouveaux volumes dans le sol ; la croissance chez les végétaux permet ainsi de contourner leur immobilité.

Remarque : chez de nombreuses espèces notamment arborescentes, on trouve en place des zones pilifères des manchons de filaments mycéliens qui se développent en symbiose avec les racines et constituent des mycorhizes. Dans les ectomycorhizes, ces filaments s'insinuent entre les cellules des couches externes du parenchyme cortical de la racine. Ils assurent l'alimentation hydrominérale du plant et prélèvent en échange une fraction des photoassimilats.

c) La surface d'échanges foliaire et les stomates

Lorsqu'une plante en pot est mise sous cloche, on observe des dépôts de gouttelettes sur le verre de la cloche. On s'assure que cette eau ne vient pas de l'évaporation de la terre du pot en isolant celle-ci avec un plastique par exemple. On met ainsi en évidence la perte d'eau par la plante : c'est le phénomène de la transpiration. Il est possible avec ce même montage de suivre les quantités d'eau transpirée par pesées périodiques.

Une autre mise en évidence est faite en déposant sur une feuille un papier imprégné de chlorure de cobalt désséché : $CoCl_2$ anhydre est bleu alors qu'hydraté il est rose. Des points roses apparaissent sur le papier bleu : il y a eu transpiration. Ces points correspondent à la distribution des stomates. Ces derniers sont le lieu de la transpiration mais aussi des échanges gazeux chlorophylliens et respiratoires.

Les feuilles, du fait de leur grande surface, de la faible épaisseur qu'elles offrent entre les lacunes ou méats du mésophylle et l'atmosphère, et de l'opposition entre leur apoplasme riche en eau et l'atmosphère pauvre au contraire, sont de remarquables surfaces d'échanges. Les échanges sont, comme le démontre l'expérience avec le $CoCl_2$, surtout localisés au niveau des stomates. La figure 3.4a présente l'organisation d'un stomate. Au niveau de l'épiderme de la feuille, deux **cellules de garde** encadrent un ostiole, d'une surface de l'ordre de 100 µm², qui est la voie des échanges feuille/milieu extérieur à savoir évaporation d'eau, rejet ou absorption de dioxygène et absorption ou rejet de CO_2. Le nombre de stomates par mm² varie de quelques dizaines à quelques centaines. Ceci ne représente que quelques pour cent de la surface foliaire.

Voir « stomates en microscopie », *Biologie 1re année*, TP1, figure TP1.10, cahier couleur page 15

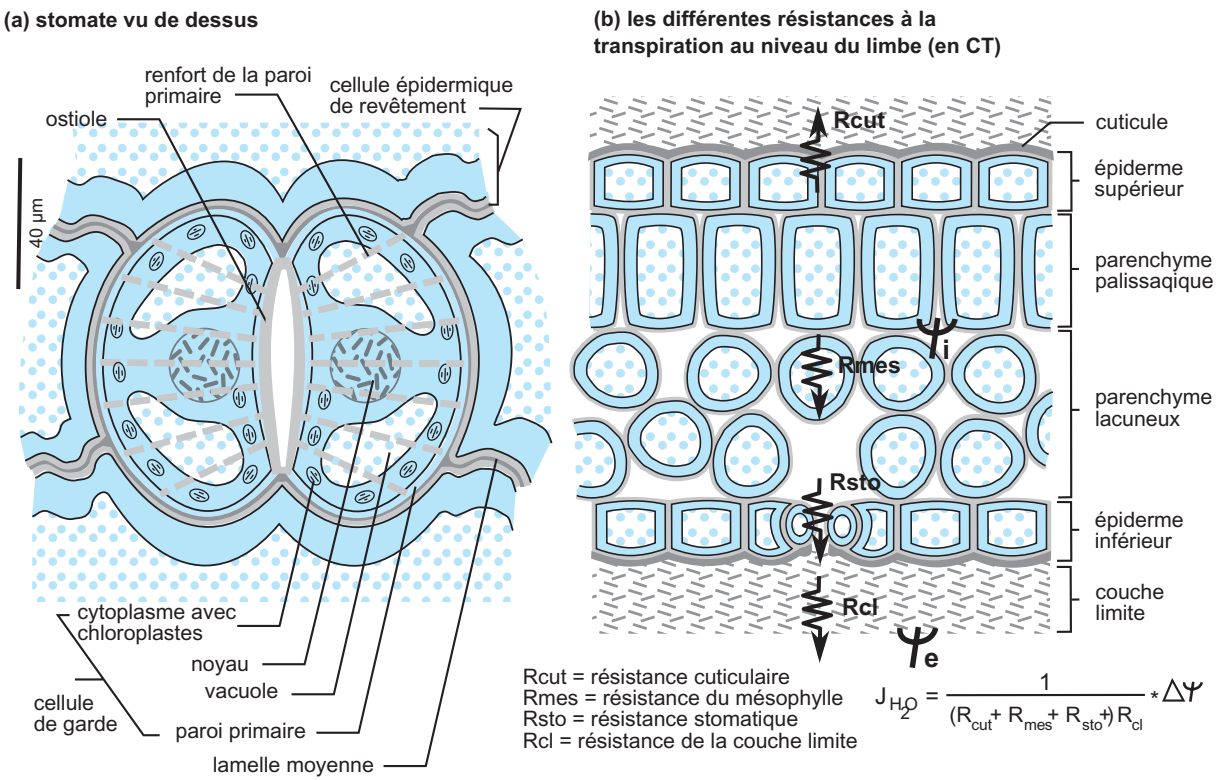


Figure 3.4 Organisation d'un stomate et voies de la transpiration foliaire.
(a) Organisation d'un stomate en vue du dessus ; **(b)** les points clés du passage de l'eau liquide foliaire à la vapeur d'eau atmosphérique.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Comme on le verra au § 3.3, l'ostiole peut être ouvert, fermé ou dans un état intermédiaire. La plante, en contrôlant l'ouverture des stomates, adapte ses pertes en eau à son état hydrique. Des dispositifs supplémentaires permettent de limiter les pertes d'eau. La face supérieure des feuilles est généralement pauvre en stomates. Chez les xérophytes, plantes adaptées à la sécheresse, les stomates peuvent être protégés dans des cryptes folaires (laurier-rose) et les feuilles sont susceptibles de se replier le long de leurs nervures (processus fréquent chez les Poacées comme l'oyat).

Voir « le houx » *Biologie 1re année*, figure TP13.11, cahier couleur p. 23

À la **transpiration stomatique** s'ajoute une **transpiration cuticulaire** plus modeste. L'eau s'évapore à travers la cuticule si elle est mince ce qui est le cas du tilleul mais une cuticule épaisse (cas du houx) ne se laisse pas traverser : la transpiration n'est alors que stomatique. Les tissus périphériques peuvent de plus être subérifiés (le liège) ou lignifiés (hypoderme de la feuille de Houx et de l'aiguille de pin) (figure TP10.6) ce qui limite grandement les pertes en eau. En moyenne, sous nos climats, la transpiration cuticulaire est de l'ordre du 1/10 de la transpiration stomatique. La figure 3.4b récapitule les points de résistance au départ de l'eau depuis la plante vers l'atmosphère ; ce sont la résistance stomatique (R_{sto}) qui est fonction de l'état d'ouverture des stomates, la résistance cuticulaire (R_{cut}) dont on vient de parler, la résistance du mésophylle lacuneux (R_{mes}) et enfin la résistance de la couche limite (R_{cl} pour la couche d'air à la surface de la feuille qui n'est pas brassée par le vent). Cette dernière est augmentée chez certaines espèces par le repliement du limbe ou l'existence de nombreux poils sur l'épiderme (oyat). Le flux de vapeur d'eau vers l'atmosphère est décrit par la relation 3.2 exprimée sous forme d'une loi d'Ohm :

$$J_{H2O} = \Delta\Psi/(R_{cut} + R_{sto} + R_{mes} + R_{cl}) \qquad (3.2)$$

où est la différence de potentiel hydrique entre la feuille et l'atmosphère ($\Psi_{feuille} - \Psi_{air}$).

Si l'ouverture des stomates fait perdre de l'eau à la plante et du dioxygène par la même occasion le jour, elle permet par contre de faire entrer du CO_2. Si les stomates sont fermés, la plante évite les pertes d'eau mais épuise son CO_2 donc le carbone nécessaire à la photosynthèse. Cruel dilemme pour la plante lorsque sa balance hydrique est compromise, « mourir de soif ou mourir de faim » ! À ce dilemme, se rajoute celui de ne pas laisser la surface foliaire s'échauffer exagérément au soleil. C'est une autre fonction de la transpiration car l'énergie consommée par la vaporisation de l'eau refroidit la surface foliaire.

Les deux surfaces d'échanges que nous venons de mettre en évidence sont responsables d'un flux hydrique important et continu depuis le sol vers l'atmosphère via la plante comme nous allons l'étudier maintenant.

3.1.3 Le continuum sol – plante – atmosphère

Voir « potentiel hydrique », *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.2b

Comment l'eau se déplace-t-elle du sol au plant puis du plant à l'atmosphère ? Quelle énergie intervient ? Pour aborder ces questions, il nous faut revenir sur la manière de quantifier le flux hydrique par l'usage du concept de **potentiel hydrique Ψ**, grandeur qui exprime l'état énergétique (enthalpie libre) de l'eau rapportée à son volume molaire et qui a donc la dimension d'une pression ce qui signifie qu'elle est assez facilement mesurable (encart 3.2).

a) Potentiel hydrique et flux passif d'eau

Voir « la loi de Fick », *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.2c

➤ Transit à courte distance, entre cellules et entre cellules et milieu extérieur

À l'échelle du transfert d'eau entre cellules, le moteur est la diffusion et l'application de la loi de Fick en terme de flux volumique pour un déplacement d'un milieu 1 à un milieu 2 conduit à écrire :

$$Jv_{1\rightarrow2} = -L.S.(\Psi_2 - \Psi_1) = -L.S.\,\Delta\Psi \qquad (3.3)$$

avec Jv le flux volumique ($m^3.s^{-1}$), L la conductivité hydraulique ($m.s^{-1}.Pa^{-1}$) et S la surface d'échanges (m^2). Le flux d'eau est toujours passif ce qui signifie que Ψ_2 doit être inférieur à Ψ_1 (l'eau se déplace dans le sens des potentiels hydriques décroissants ; le terme $\Delta\Psi$ est donc négatif d'où le signe moins de la relation).

Dans ce cas de figure, seules deux composantes du potentiel hydrique interviennent, le **potentiel hydrostatique** (ou hydraulique) Ψ_h , noté également **P** car il correspond à la pression de

turgescence, et le **potentiel osmotique Ψ_o**, noté **$-\Pi$**, qui résulte de l'effet attracteur des solutés vis-à-vis de l'eau (ce terme est négatif car les solutés diminuent l'énergie libre de l'eau). Le potentiel hydrique d'une cellule est : $\Psi = \Psi h + \Psi o$.

Toutefois, à l'échelle des transferts « sol – racine » et « feuille – atmosphère », d'autres composantes du potentiel hydrique sont à prendre en compte à savoir :

- La **composante matricielle Ψ_m**, forme particulière du terme hydrostatique dans le cas des interfaces « eau/air » (du sol ou de la feuille) au niveau desquelles les forces de capillarité sur les surfaces mouillables engendrent une pression négative au niveau du film d'eau ; cette composante répond à la loi de Jurin c'est-à-dire qu'elle est proportionnelle à la tension superficielle g et inversement proportionnelle au rayon r des ménisques des interfaces :

$$\Psi_m = -2\,\gamma/r \qquad (3.4)$$

  Pour l'eau pure à 20 °C, la tension γ est égale à $7{,}3.10^{-8}$ MPa.m ce qui fait que la pression négative ou tension de l'eau liquide sous un ménisque de 1 µm de rayon par exemple est de –0,146 MPa soit –1,46 bar (en principe, cette pression négative pourrait soutenir une colonne d'eau de 14,6 m de haut dans un tube capillaire de 1 µm de rayon). Cette tension peut être particulièrement faible au niveau des particules d'un sol lorsqu'il est pauvre en eau, mais également au sein des micropores du parenchyme foliaire lacuneux, là où se réalise la transpiration (§ 3.3.1b).
- La **composante vapeur Ψ_v** pour l'eau à l'état gazeux ; comme on l'a décrit au § 3.1.2a, le potentiel hydrique dans ce cas s'exprime par la relation (3.1), $\Psi_v = R.T.\ln(HR)/V_m$. À 20 °C, (RT/V_m) est égal à 135 MPa. Ainsi, pour une humidité relative de 90 %, somme toute élevée, le potentiel hydrique de vapeur est déjà de –14,2 MPa (ou –142 bars) soit une valeur particulièrement faible qui explique la vaporisation spontanée de l'eau liquide au niveau foliaire.

➤ Transit à grande distance, à l'échelle du plant

Entre racines et feuilles soit à grande distance, le moteur du transfert n'est plus la diffusion, inopérante à cette échelle, mais la **convection** ou le **déplacement en masse** du solvant et de ses solutés au sein de conduits que sont les vaisseaux par exemple. Le terme osmotique Ψ_o du potentiel n'entre plus en ligne de compte dans ce cas mais il faut par contre considérer la **composante gravitationnelle Ψ_g** dès que les distances de transport vertical dépassent quelques mètres. En effet, le potentiel gravitationnel de l'eau varie avec l'altitude z d'une grandeur :

$$\Psi_g = z.\rho_e.g \qquad (3.5)$$

où ρ_e est la masse volumique de l'eau soit 1 000 kg/m^3. Pour une variation d'altitude Δz ou hauteur de 20 m par exemple, la variation du potentiel hydrique de l'eau libre est de 20 x 1000 x 9,8 ~ 2.10^5 Pa = 0,2 MPa soit 2 bars. Ce terme est donc incontournable dans le cas des plantes arborescentes.

Sont également à considérer les frottements du courant de masse le long des parois des vaisseaux puisque l'eau est un fluide visqueux. Pour qu'il y ait déplacement, il doit exister une différence de potentiel hydrostatique entre les deux extrémités du conduit apte à vaincre à la fois les forces de frottement et le poids de la colonne. L'application de la loi de Poiseuille pour un conduit cylindrique vertical amène à exprimer le **flux volumique ascendant** par la relation suivante :

Voir « l'usage de la loi de Poiseuille à propos de la circulation sanguine » chapitre 18, § 18.1.1a

$$Jv_{1\to2} = -(\Pi.r^4/8\eta).(\Psi_{[h+g]2} - \Psi_{[h+g]1})/(z_2 - z_1) = -(\Pi.r^4/8\eta).(\Delta P_z + \Delta z.\rho_e.g)\Delta z$$

$$\text{soit } Jv_{1\to2} = -(\Pi.r^4/8\eta).([\Delta P_z/\Delta z] + \rho_e.g) \qquad (3.6)$$

1 correspond à la base du conduit, 2 au sommet ; η est la viscosité dynamique du liquide transporté (Pa^{-1}.s^{-1}), r le rayon du conduit. $(\Psi_{[h+g]2} - \Psi_{[h+g]1})$ soit $\Delta\Psi_{h+g}$ est la différence de potentiel hydrique, grandeur négative comme nous l'avons déjà signalé (figure 3.5), qui comporte dans ce cas deux termes, l'un gravitationnel, $\Delta z.\rho_e.g$, et l'autre hydrostatique, $\Delta P_z = (Pz_2 - Pz_1)$ (pression hydrostatique à l'altitude z_2 – pression hydrostatique à l'altitude z_1). $\Delta P_z/\Delta z$ représente la perte de charge (chute de pression par unité de longueur). Δz est la distance de transfert soit la hauteur h. Le flux Jv s'exprime en m^3.s^{-1}.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

b) Les potentiels hydriques décroissants du sol à l'atmosphère via la plante

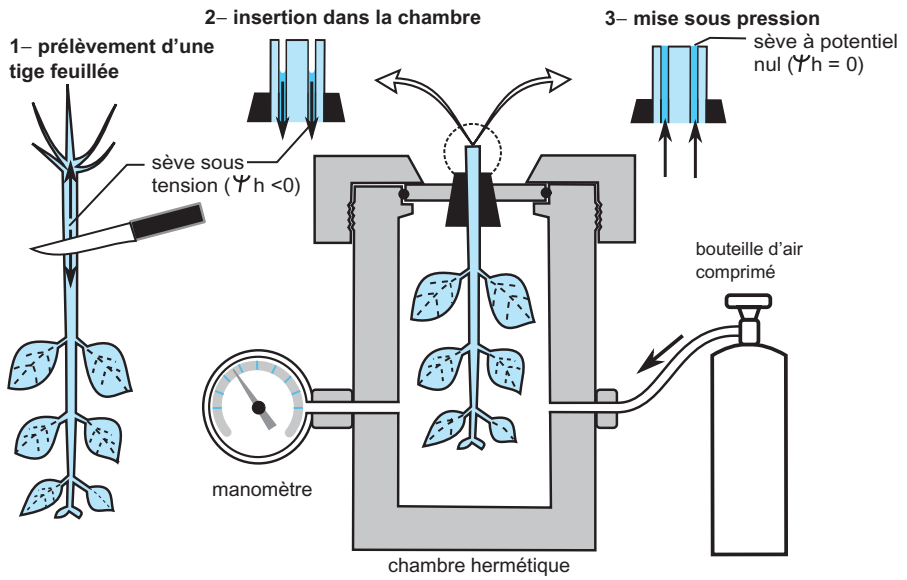
Comment évolue le potentiel hydrique depuis le sol jusqu'à l'atmosphère ? S'il est possible de le déterminer au niveau de l'air par la mesure de l'humidité relative ou au sein du sol à l'aide de tensiomètres (porcelaines microporeuses qui se mettent en équilibre avec l'humidité du so), pour le végétal par contre, il faut disposer de méthodes de mesure in situ (microsondes à pression) ou après prélèvement (chambres de pression – encart 3.2).

ENCART 3.2

Comment mesurer le potentiel hydrique au sein d'un plant ?

Déterminer le potentiel hydrique revient à mesurer le potentiel hydrostatique et le potentiel osmotique (§ 3.1.3a). Si l'on prend l'exemple de la sève, on détermine son potentiel osmotique par un **osmomètre cryoscopique**. Le principe consiste en la congélation du liquide à étudier puis on le réchauffe doucement jusqu'à la température où tout redevient liquide. Cette température dépend de la concentration des solutés dans le liquide, par exemple, une solution contenant une mole de solutés dans un kilogramme d'eau gèle à – 1,86 °C. Il reste alors à déterminer le potentiel hydrostatique.

Pour cela, on utilise des **chambres à pression**. On coupe un petit rameau feuillé et on le met dans une chambre à pression (voir schéma) sauf la portion coupée qui dépasse à l'extérieur. L'expérimentateur fait alors monter la pression dans la chambre en injectant du gaz jusqu'à ce que la surface coupée retrouve son aspect humide (c'est-à-dire que la sève affleure au niveau de la coupure). En effet, la sève brute circulant sous tension le jour (§ 3.3.1), quand on coupe un rameau, on rompt cette colonne et la sève, aspirée par les tissus environnants à très faible potentiel hydrique, disparaît de la surface de section. La mise sous pression dans la chambre permet de rétablir la situation d'origine en comprimant les tissus : ainsi on lit sur le manomètre la pression du gaz et on en déduit la pression de la sève qui est de même intensité mais de signe opposé.



Si par contre on désire mesurer la pression hydrostatique dans une cellule, on utilise dans ce cas une sorte de seringue terminée par une pipette pasteur laquelle est remplie d'une huile de silicone. Lorsque la pipette pénètre dans la cellule, le cytoplasme envahit la pipette. L'expérimentateur exerce une pression sur l'huile de silicone, grâce à ce système de type seringue, pour repousser le liquide cytoplasmique à l'extérieur du capillaire. Un capteur de pression dans le système donne alors la pression qu'il a fallu exercer : c'est la pression hydrostatique du cytoplasme.

Dans toutes les situations, qu'il s'agisse de plantes herbacées ou arborescentes, le potentiel hydrique décroît depuis le sol jusqu'aux feuilles (figure 3.5), de manière graduelle (au sein du plant) ou brutale (la chute est assez modeste entre sol et racine mais très importante entre l'intérieur et l'extérieur des feuilles). Il s'en suit que **l'eau se déplace donc passivement du sol jusqu'aux feuilles où elle est vaporisée**. Il existe donc un lien entre l'eau du sol et la vapeur d'eau de l'air assuré par le plant ; on parle de **continuum « sol-plante-atmosphère ».**

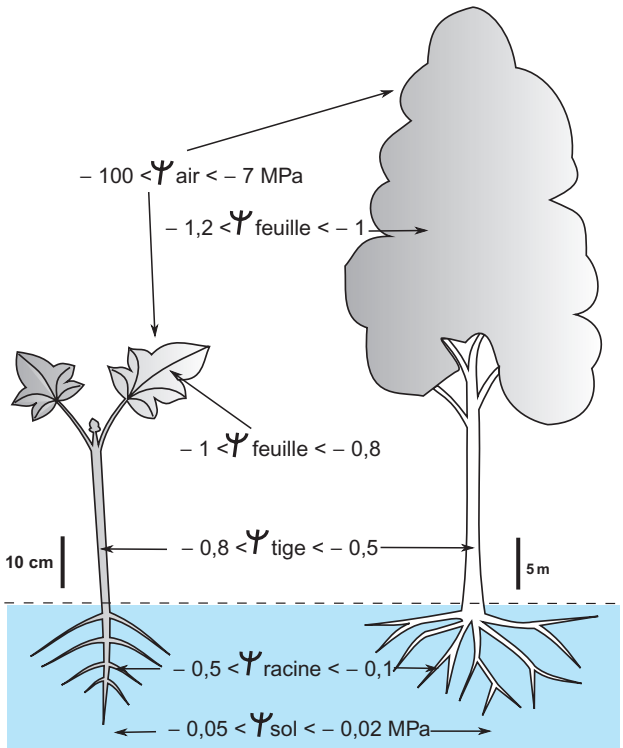


Figure 3.5 Évolution du potentiel hydrique (en MPa) au niveau du continuum sol-plante-atmosphère dans le cas d'une plante herbacée et d'une plante arborescente.

Voir chapitre 4, § 4.2

Nous verrons par la suite dans quelle mesure ce continuum peut être interrompu selon l'état hydrique de la plante (§ 3.3.1b) mais aussi selon la saison.

3.2 ABSORPTION RACINAIRE ET FORMATION DE LA SÈVE BRUTE

3.2.1 Les ressources en eau et en ions minéraux du sol

Nous avons vu au § 3.1.2a comment varie la disponibilité de l'eau dans le sol ; qu'en est-il des ressources en ions minéraux ?

a) Les ressources minérales du sol

La composante osmotique du potentiel hydrique du sol est en générale modeste (en dehors des sols salés), de l'ordre de –0,02 à –0,05 MPa ce qui correspond à une osmolarité de 10 à 20 mosmol.l^{-1}. Cette solution minérale est donc **diluée** et souvent **limitante** pour la croissance des végétaux. Pour preuve l'apport d'engrais (à base de N, P, K) dans les parcelles cultivées qui améliore notablement leur productivité.

Voir *Géologie 1re et 2e année*, chapitre 6, § 6.1.2

Les ressources minérales du sol proviennent de l'altération des minéraux de la roche-mère (le potassium de l'orthose, le calcium des plagioclases…) mais également de la minéralisation de

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Voir chapitre 9, § 9.2.2b et § 9.3.2c

la matière organique de l'humus (désamination des acides aminés puis oxydation en nitrates par les bactéries chimiolithotrophes du sol , minéralisation des bases azotées et des composés phosphorylés) ainsi que de la fixation du diazote atmosphérique. Les exsudats racinaires participent aussi à l'enrichissement du sol (encart 3.3).

ENCART 3.3

Les exsudats racinaires

Parallèlement aux flux ioniques, la racine est le siège de sécrétions de molécules organiques dites exsudats racinaires. Ces composés racinaires délivrés au sol font partie des rhizodépôts qui comportent, outre le mucilage des apex racinaires, les cellules de la coiffe qui se desquament, des enzymes sécrétées qui favorisent la solubilisation et l'absorption de sels minéraux (des phosphatases souvent), et des poils sénescents. Les exsudats relèvent de diffusion passive au niveau des membranes plasmiques d'oses, d'acides aminés et d'acides organiques (ces composés sont plus concentrés dans les cellules d'où la diffusion vers le sol). Tous ces produits favorisent la prolifération des microorganismes, voire participent à l'établissement de symbioses (exemple des flavonoïdes et Rhizobium – Voir chapitre 9, § 9.3.2c). Leur quantification chez les herbacées repose sur le suivi de photoassimilats marqués au ^{14}C. On constate ainsi qu'en moyenne les racines reçoivent 40 % de produits de la photosynthèse. Sur cette fraction, 50 % demeurent au sein du système racinaire où ils assurent la croissance, 35 % sont respirés par ces mêmes racines et la rhizosphère ; enfin 15 % sont retrouvés à plus long terme dans le sol. Ce sont donc plus de 20 % des photoassimilats qui sont transférés au sol.

b) Les éléments essentiels : macro et micro-éléments

Les besoins des végétaux étant très variés et l'analyse des sols fort lourde et complexe, il est d'usage d'étudier la nutrition minérale des végétaux en utilisant des dispositifs « hors sol » comme les cultures **hydroponiques** (les racines trempent dans une solution nutritive de composition parfaitement connue et ajustable, fortement oxygénée) ou les cultures **aéroponiques** (les racines sont en suspension dans une chambre dont le fond contient la solution nutritive brassée énergiquement ce qui génère un brouillard permanent). Diverses formulations de solutions nutritives (solutions de Knop, de Hoagland, de Coïc-Lesaint…) ont été mises au point au fil des années et offrent des conditions optimales de croissance.

Un élément est dit essentiel si, en son absence, le végétal ne peut réaliser complètement son cycle de développement. On distingue les macro-éléments qui représentent individuellement au moins 0,1 % de la matière sèche de la plante, et les micro-éléments représentant chacun moins de 0,1 % de la matière sèche.

Les macro-éléments, outre C,H et O, sont N, K, Ca, Mg, P et S. Les micro-éléments sont Fe, B, Mn, Cu, Zn, Mo et Cl notamment. Ces éléments sont essentiels car ils interviennent, selon les cas, dans les molécules carbonées (C, H, O, N et S), dans la constitution du potentiel hydrique vacuolaire (K), dans la signalisation cellulaire (Ca), dans les molécules enzymatiques ou dans les réactions redox (éléments métalliques) ou les transferts d'énergie (P).

3.2.2 Du sol au xylème : les deux voies du transit horizontal ou radial

Voir « les plasmodesmes », *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.4.1

Depuis le sol jusqu'aux éléments de vaisseaux du xylème, l'eau et les ions ont deux voies possibles de circulation (figure 3.6). Soit ils circulent dans l'**apoplasme** c'est-à-dire les espaces intercellulaires (dont les parois) qui sont perméables aux solutions aqueuses, soit ils pénètrent dans les cellules du rhizoderme puis passent de cellule à cellule par les ponts cytoplasmiques que sont les plasmodesmes : on qualifie de **symplasme** l'ensemble des cellules reliées par des plasmodesmes.

Voir « les racines » *Biologie 1re année*, TP13, § 13.3.1

L'étude anatomique de la racine met en évidence entre cortex racinaire et stèle une assise cellulaire singulière, l'endoderme, dont les parois radiales sont subérifiées ce qui empêche le passage des solutions aqueuses à leur niveau. La voie apoplasmique est ainsi bloquée. L'eau et

les ions doivent, pour pénétrer dans la stèle, franchir la membrane plasmique endodermique et diffuser via le cytoplasme. Le passage du cortex à la stèle se fait ainsi nécessairement par la voie symplasmique au niveau de l'endoderme.

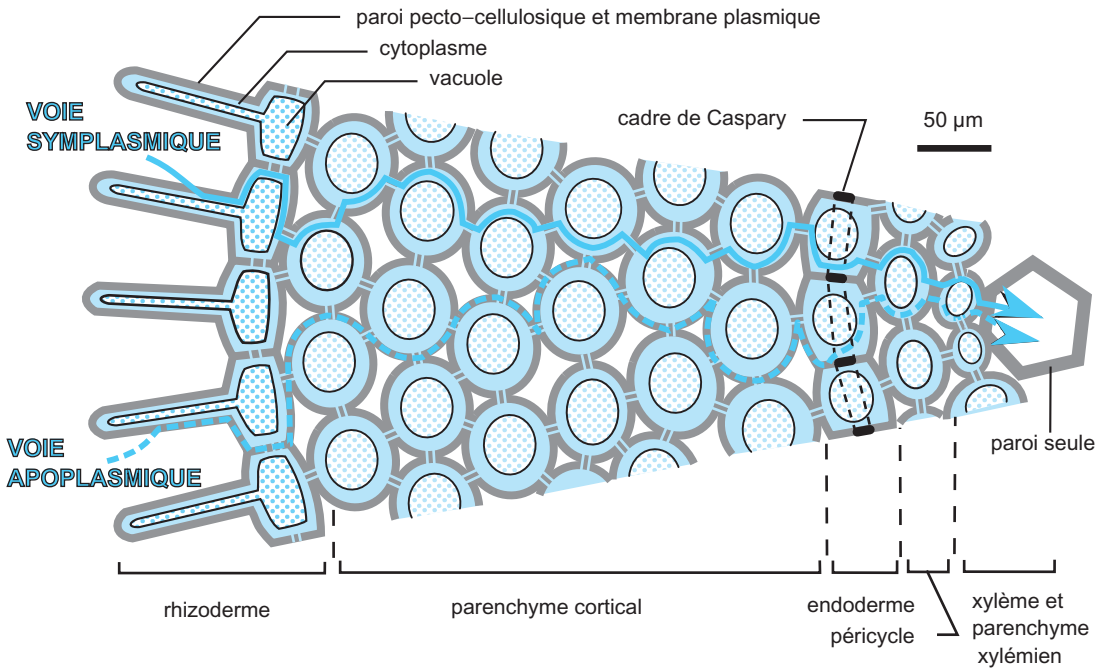


Figure 3.6 Les deux voies du transit horizontal ou radial au niveau de la zone pilifère.

3.2.3 L'absorption sélective des ions minéraux

Si l'absorption était strictement passive, la sève brute devrait avoir une composition proche de la solution du sol. Ce n'est pas le cas ce qui suggère l'intervention de processus actifs.

a) L'établissement d'une force protonmotrice au niveau du rhizoderme

Des racines d'orge excisées sont placées dans une solution aérée de $CaSO_4$ dans laquelle plonge une électrode de pH-mètre. Ce type de racine est incapable d'absorber en quantité significative Ca^{2+} et SO_4^{2-} : on observe que le pH de la solution reste constant. Par contre, il est apte à absorber le potassium ; si on remplace $CaSO_4$ par K_2SO_4 dans la solution, immédiatement le pH baisse ce qui indique une sortie de protons. Différents traitements empêchent cette sortie de protons et indiquent que cette sortie est active : l'anaérobiose (O_2 est remplacé par N_2) ou l'addition de vanadate, inhibiteur spécifique des ATPases - pompes à H^+ de la membrane plasmique.
On a isolé cette **ATPase - pompe à H^+** membranaire. Il s'agit d'une protéine intrinsèque formée d'une seule chaîne polypeptidique (masse moléculaire de 100 kDa) contrairement aux ATPases - pompes à H^+ de la vacuole qui sont des complexes multimoléculaires comme les ATP-synthases de la mitochondrie et du chloplaste. Elle est chimiquement très proche des ATPases de transport des bactéries (ATPase à K^+) et des animaux (ATPases à Ca^{2+}, à Na^+/K^+…) avec deux états, l'un non phosphorylé et l'autre phosphorylé. L'hydrolyse d'une molécule d'ATP permet d'expulser un proton vers l'extérieur de la cellule ; il s'agit d'un couplage chimio-osmotique donc d'un transport actif primaire qui explique le terme de pompe utilisé dans ce cas. Son fonctionnement génère simultanément une différence de pH et une différence de potentiel électrique de part et d'autre de la membrane plasmique. Ces différences constituent un **gradient de potentiel électrochimique transmembranaire** qualifié de force protonmotrice. Il existe diverses isoformes de cette protéine dont certaines sont activées par l'auxine notamment ce qui provoque une hyperpolarisation et une baisse corrélative du pH extracellulaire.

Voir « les pompes Na^+/K^+ et Ca^{2+} », *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.4a

Voir « l'auxèse », *Biologie 1re année*, chapitre 13, § 13.3.3d

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.3b et figure 3.18

Voir «l'équation de Nernst », *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.3b

b) Les mécanismes d'absorption des ions

La différence de potentiel membranaire des cellules végétales, racinaires ou autres, est mesurée à l'aide de micro-électrodes dont l'une est implantée dans la cellule. Cette ddp ou potentiel de repos [$V_i - V_e$] (V_i est le potentiel électrique de la face interne, V_e celui de la face externe) des cellules végétales est couramment de l'ordre de –100 à –250 mV soit beaucoup plus négative que celle des cellules animales (–60 à –70 mV).

Pour chaque ion, on peut calculer, grâce à l'équation de Nernst, la concentration théorique interne C_i^{th} de l'ion à l'équilibre en prenant en compte la différence de potentiel effective ($V_i - V_e$) et la concentration externe mesurée C_e^m (tableau 3.2). Cette concentration interne calculée serait celle de l'ion si celui-ci était en équilibre c'est-à-dire si la différence de potentiel mesurée ($V_i - V_e$) correspondait à son potentiel d'équilibre E.

De l'étude du tableau 3.2, en comparant les valeurs théoriques et celles mesurées, on note que :

- **K^+ est le seul cation présent dans la racine à un niveau proche de l'équilibre** donc il entre et sort de manière passive des cellules ; il n'est pas l'objet d'un transport actif ;
- **tous les autres cations sont beaucoup moins accumulés** que ne le prévoit le modèle d'équilibre donc les cellules utilisent de l'énergie pour les expulser (transport actif) ;
- **tous les anions sont présents dans la cellule à des concentrations très supérieures à celles prédites pour l'équilibre** ; les cellules utilisent donc de l'énergie pour les absorber (transport actif là encore).

Tableau 3.2 Concentrations ioniques mesurées et calculées au niveau de la racine de pois.

Compartiment	pH	Concentrations (mM)							
		K^+	Na^+	Mg^{2+}	Ca^{2+}	NO_3^-	Cl^-	$H_2PO_4^-$	SO_4^{2-}
Milieu extra-cellulaire (C_e^m)	6	1	1	0,25	1	2	1	1	0,25
Tissus (C_i^m)	6,5	75	8	3	2	28	7	21	9,5
Tissus (C_i^{th})	4	74	74	2 700	10 800	0,03	0,014	0,014	0,001

Les concentrations internes calculées ou théoriques sont obtenues en appliquant l'équation de Nernst :

$$E_{ion} = V_i - V_e = (R.T/z.F).\ln (C_e^m/C_i^{th}) \text{ soit } C_i^{th} = C_e^m.e^{-(Vi - Ve).(z.F/RT)}$$

$V_i - V_e$ est la différence de potentiel membranaire mesurée soit –110 mV ici ; C_e^m est la concentration externe de l'ion mesurée, C_i^m la concentration interne de l'ion mesurée et C_i^{th} la concentration interne théorique s'il y avait équilibre ; R : constante des gaz parfaits ; T : température (297 K) , ; z : charge de l'ion ; F : constante de Faraday.

> ***Remarque :*** dans le cas des concentrations intracellulaires mesurées, la somme des charges positives des cations (93 mm) paraît ici supérieure à la somme des charges négatives des anions (75 mm). C'est sans compter sur les anions organiques du cytosol (acides organiques $R\text{-}COO^-$) qui contribuent à l'électroneutralité et représentent les 18 mM de charges négatives manquantes.

Les mécanismes d'absorption conjuguent donc transports passifs par simple diffusion et transports actifs. Ainsi, le transport actif primaire d'H^+ permet la réalisation de transports actifs secondaires pour les anions et les cations hormis K^+ (figure 3.7) :

- la pénétration des anions se fait en symport avec H^+ ou en antiport avec OH^- (cas de NO_3^-),
- l'expulsion des cations (entrés passivement) a lieu en antiport avec H^+ (cas de Na^+, Ca^{2+}).

En ce qui concerne l'ion K^+, son passage est par contre passif selon le gradient électrochimique favorable (la force électrique compense la force chimique qui aurait tendance à le faire sortir) mais il est bien entendu que ce flux passif n'est possible que parce que la membrane plasmique présente une différence de potentiel. Il y a donc dépendance étroite mais indirecte avec les ATPases – pompes à H^+.

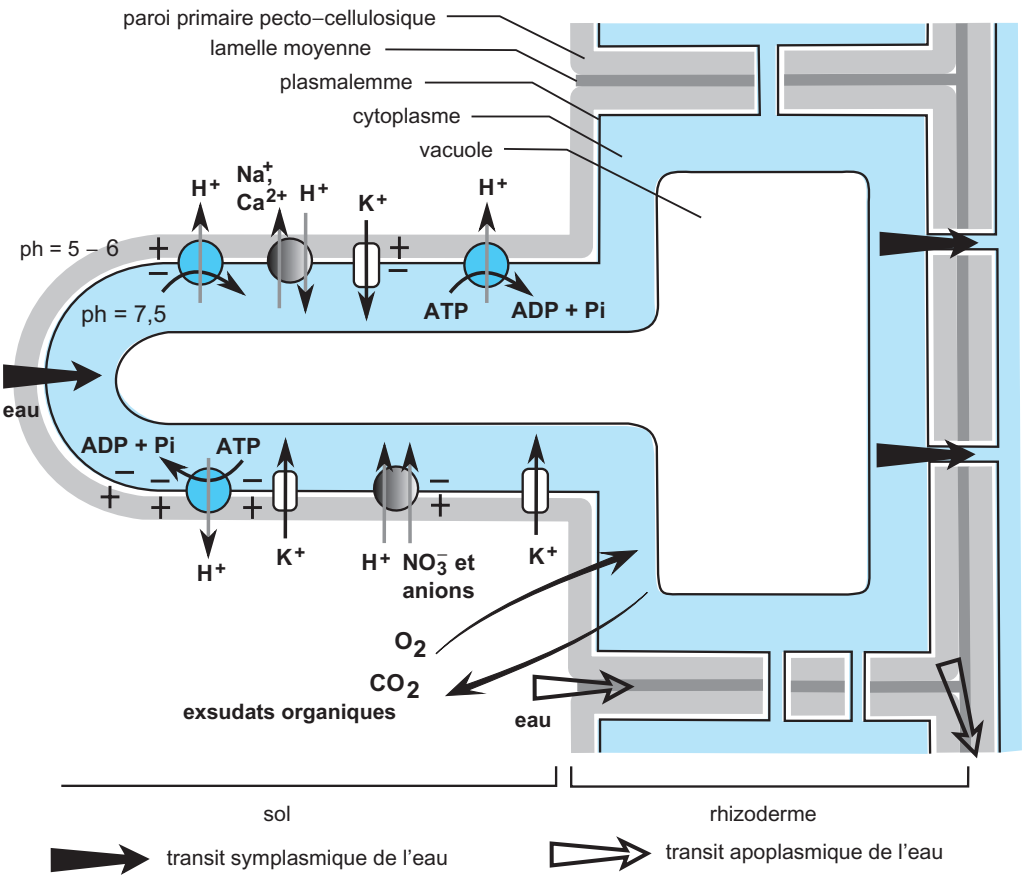


Figure 3.7 Force protonmotrice et absorption des ions minéraux au niveau du rhizoderme.

On a mis en évidence (R. Mac Kinnon, prix Nobel 2003 de chimie) des canaux à K^+ voltage-dépendants qualifiés de canaux « Shaker », de grande spécificité. Il s'agit de tétramères dont chaque sous-unité est constituée de six segments transmembranaires en hélices α. Le segment 4 de chaque sous-unité présente des résidus chargés positivement qui le rendent sensible aux variations de la différence de potentiel électrique transmembranaire (on parle de « senseur de ddp »dans ce cas) ce qui serait à l'origine de l'ouverture ou de la fermeture du canal (dans le rhizoderme, le seuil d'ouverture de ce canal est de –100 mV). La diversité de ces canaux est grande ; ainsi ce n'est pas la même isoforme qui permet l'entrée dans la racine (rhizoderme) et la sécrétion vers le xylème (cellules associées aux vaisseaux – § 3.2.4).

3.2.4 La charge en ions minéraux des cellules conductrices du xylème

La figure 3.8 présente une expérience où une racine d'orge qui a accumulé du $^{36}Cl^-$ (isotope radioactif) est transférée dans un milieu non radioactif (KCl normal). Elle est installée dans une double cellule de mesure qui permet de suivre les deux destinées possibles du $^{36}Cl^-$ contenu dans les tissus : regagner le milieu (partie droite de la cellule) ou atteindre le xylème (partie gauche de la cellule où se situe l'extrémité coupée de la racine donc les extrémités béantes des vaisseaux).

Les résultats montrent que le $^{36}Cl^-$ perdu par la racine est au 3/4 dans le compartiment de gauche donc issu du xylème et pour 1/4 dans le compartiment de droite (il ressort sans avoir

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

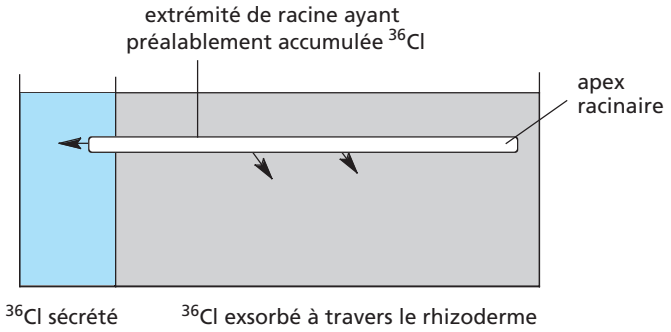


Figure 3.8
Expérience de mise en évidence de la charge du xylème.

pénétré au sein des vaisseaux dans ce cas). En présence d'un inhibiteur métabolique, la quantité d'ions radioactifs libérés est la même mais aucun n'a pénétré dans le xylème (pas de $^{36}Cl^-$ dans le compartiment de gauche mais 100 % dans celui de droite). Il faut donc de l'énergie métabolique pour que les anions pénètrent dans le xylème et nous verrons un peu plus loin que, à l'image de K^+ au niveau du rhizoderme, c'est une différence de potentiel membranaire qui permet ici un transfert passif des anions.

Comme le montre la figure 3.9, il n'y a pas de plasmodesmes entre les cellules du parenchyme xylémien et les vaisseaux. Les cellules juxta-vasculaires sont de véritables cellules de transfert (encart 3.4). Elles sont spécialisées dans la sécrétion d'ions vers les cellules conductrices. Dans le cas des **cations**, il y aurait **cotransports par antiport avec H^+** (le reflux spontané de protons selon leur gradient électrochimique est le résultat du fonctionnement de la pompe protonique). Toutefois, l'ion K^+ emprunte également un canal shaker (§ 3.2.3b) sortant. Les **anions** emprunteraient des **uniports**, entraînés par la ddp transmembranaire (figure 3.9). Cette sécrétion d'anions et de cations constitue **la charge du xylème.** Elle est responsable de la composante osmotique du potentiel hydrique de la sève brute et induit la nuit un flux simultané d'eau comme nous le verrons au § 3.3.1c.

ENCART 3.4

Les cellules de transfert

Dans les déplacements à courte distance interviennent des cellules particulières appelées cellules de transfert. Leur forme est variable mais elles sont toujours associées à des invaginations de la paroi. Celles-ci forment un véritable labyrinthe en trois dimensions. La membrane plasmique suit ces invaginations ce qui augmente d'un facteur 10 à 20 la surface d'échanges et cela même si les invaginations ne sont situées que sur de petits territoires de la cellule.

Voir chapitre 5, figure 5.14

On trouve ces cellules autour du xylème et du phloème, au niveau des plus petites nervures des limbes, et également, pour le xylème, dans la zone d'absorption racinaire. Dans le sac embryonnaire, les synergides et les antipodes ont les caractéristiques de cellules de transfert et, après la fécondation, d'autres cellules de transfert se forment entre le nucelle et l'albumen ainsi qu'entre l'albumen et l'embryon. Dans les poils glandulaires comme les nectaires des fleurs ou les poils de plantes carnivores, ces cellules interviennent dans la sécrétion de solutés.

La fonction des cellules de transfert est le transport actif de solutés que ce soit pour l'absorption ou la sécrétion. De plus, sécrétion ou absorption peuvent être réalisées avec le milieu extérieur ou entre des compartiments internes à la plante.

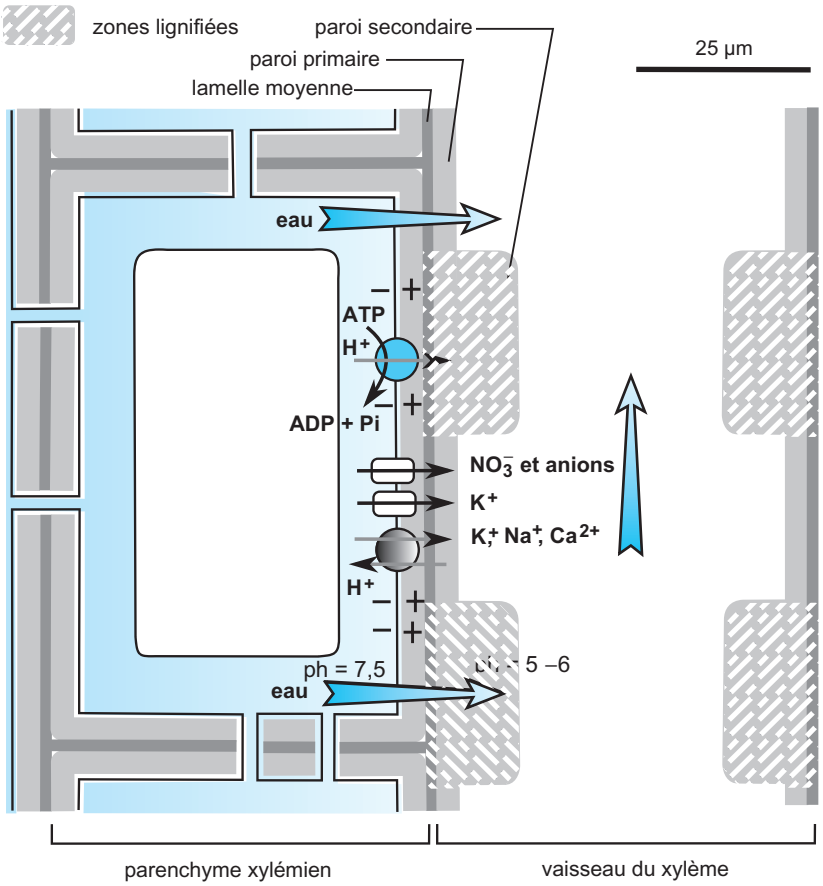


Figure 3.9 Les mécanismes de la charge du xylème.

3.2.5 L'absorption de l'eau et son transfert radial au xylème

Nous avons constaté au § 3.1.3 qu'il y a pour l'eau un continuum du sol à l'atmosphère via la plante. Dans la suite (§ 3.3), nous allons voir comment la sève brute circule verticalement dans la plante mais auparavant, à l'aide du tableau 3.3, analysons le mécanisme du passage de l'eau du sol au xylème racinaire qui est à l'origine de la formation de la sève brute. Nous avons déjà montré au § 3.2.2 que la voie symplasmique devient obligatoire au niveau de l'endoderme.

Tableau 3.3 Évolution du potentiel hydrique (en MPa) et de ses composantes entre le jour et la nuit au niveau d'une zone pilifère.

	Sol humide adjacent	Cortex racinaire	Xylème
JOUR			
Ψ_h	0	+ 0,4	– 0,3
Y_o	– 0,02	– 0,5	– 0,1
$\Psi = \Psi_h + \Psi_o$	– 0,02	– 0,1	– 0,4
NUIT			
Ψ_h	0	+ 0,4	+ 0,05
Y_o	– 0,02	– 0,5	– 0,3
$\Psi = \Psi_h + \Psi_o$	– 0,02	– 0,1	– 0,25

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

On constate que le potentiel hydrique Ψ décroît systématiquement depuis le sol jusqu'au xylème et ce tant le jour que la nuit ; le transfert radial de l'eau est donc passif, sans dépense directe d'énergie. Mais le gradient de potentiel entre sol et xylème étant plus élevé le jour que la nuit, il faut s'attendre à un flux plus important le jour ce qui est en accord avec les vitesses de conduction mesurées. Dans le détail, le potentiel osmotique du cortex, maintenu élevé par l'absorption continue d'ions étudiée avant, est déterminant dans le passage de l'eau du sol au rhizoderme de jour comme de nuit car il s'oppose à la pression de turgescence Ψ_h qui aurait tendance à faire sortir l'eau. Par contre, pour la charge du xylème, il y a une nette différence entre le jour et la nuit. Le potentiel hydrostatique Ψ_h du xylème est négatif le jour ce qui signifie que la sève brute est sous tension (c'est l'effet de la transpiration envisagée au § 3.3.1b) alors qu'il est positif la nuit, la sève brute étant alors sous pression (c'est la poussée racinaire – § 3.3). Toutefois, dans ce dernier cas, la plus forte charge en ions exprimée à travers Ψ_Π permet de maintenir le gradient de potentiel décroissant jusqu'au xylème.

Voir « les aquaporines », *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.3b

Dans ce transit de l'eau, les aquaporines de la membrane plasmique et du tonoplaste sont fondamentales : elles constituent de véritables canaux protéiques à l'eau dans les bicouches lipidiques membranaires.

3.2.6 L'adaptation de l'absorption racinaire

La plante, nous venons de le démontrer, n'est pas un simple « buvard » vis-à-vis de la solution aqueuse du sol. Elle est déjà capable par sa croissance en longueur et sa ramification d'explorer des horizons du sol de plus en plus profonds et distants du plant mais elle est également apte à s'adapter aux fluctuations de disponibilité et de composition de cette solution.

a) À la raréfaction de l'eau

Des expériences ont été menées pour étudier l'effet de la diminution du potentiel osmotique du sol (au moyen de solutions d'osmolarité croissante) sur celui des racines. Le tableau 3.4 donne les résultats de telles expériences.

Tableau 3.4 Effet de la diminution du potentiel osmotique du sol sur le potentiel osmotique de racines de maïs (Mc Cool et Millar, 1917) – données en bar.

Ψ_o de la solution du sol	– 1,21	– 1,99	– 3,38	– 4,96	– 7,22
Ψ_o des racines	– 4,59	– 5,48	– 6,61	– 7,51	– 8,19

Il est possible ici de raisonner sur la seule différence de potentiel osmotique ($\Psi_o^{racines} - \Psi_o^{sol}$). En effet, dans cette expérience, les composantes hydrostatique et matricielle du potentiel hydrique du sol sont nulles et, par ailleurs, le potentiel osmotique cellulaire est la composante déterminante de l'absorption comme l'a montré l'analyse du tableau 3.3 précédent. Il est enfin possible de s'affranchir des valeurs du potentiel hydrostatique cellulaire (la pression de turgescence) qui ne peuvent que diminuer lorsque le potentiel du sol décroît (la turgescence est de plus en plus difficile à maintenir) et agissent donc sur le potentiel hydrique cellulaire dans le même sens que le potentiel osmotique cellulaire (abaissement dans ce cas).

Les résultats de ces expériences montrent que la différence de potentiel osmotique ($\Psi_o^{racine} - \Psi_o^{sol}$) demeure négative entre la racine et le sol dans toutes les situations. La racine adapte donc son potentiel hydrique de telle sorte qu'il reste toujours inférieur à celui du sol ce qui permet d'entretenir le flux entrant d'eau.

Les possibilités d'adaptation du plant ne sont néanmoins pas infinies. Au § 3.1.2a, nous avons défini le point de flétrissement du sol comme une limite à partir de laquelle la plante ne peut plus s'adapter et abaisser son potentiel hydrique sous celui du sol. Ce point se situe aux environs de –1,5 MPa.

b) Aux ressources minérales

➤ Ajustement des quantités absorbées

Soit l'expérience de la figure 3.10 où le système racinaire d'une plante est réparti entre deux compartiments. On observe que, si dans le compartiment de droite un ion est absent, l'absorp-

tion de cet ion dans l'autre compartiment qui contient une solution ionique complète est plus élevée que celle d'un témoin. Le déficit d'absorption du compartiment de droite a été perçu par la plante qui, en réaction, a augmenté l'absorption du même ion dans le compartiment de gauche. Il existe donc des corrélations informatives au moyen de signaux internes, transportés par le xylème et (ou) le phloème, qui modifient l'absorption racinaire. Ainsi, la plante n'est pas passive mais s'adapte à la composition de la solution du sol.

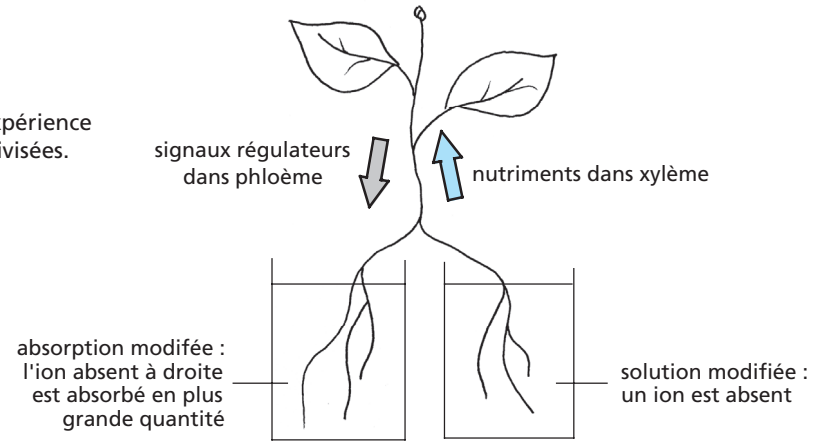


Figure 3.10 Expérience de racines divisées.

➤ Transporteurs spécifiques ou non spécifiques

Si on mesure la vitesse d'absorption des ions nitrate en fonction de leur concentration dans le milieu (figure 3.11), on obtient une courbe (trait continu bleu) en deux parties, une première partie où l'absorption de NO_3^- augmente rapidement et une deuxième partie où cette absorption n'augmente plus que lentement. Ce type de courbe est interprété en faisant intervenir pour la première partie des **transporteurs spécifiques à haute affinité** d'où la rapidité puis des **transporteurs peu spécifiques**, à basse affinité et moindre vitesse, dans la seconde partie. Le maximum atteint dans la première partie de cette courbe correspond à la saturation des transporteurs spécifiques.

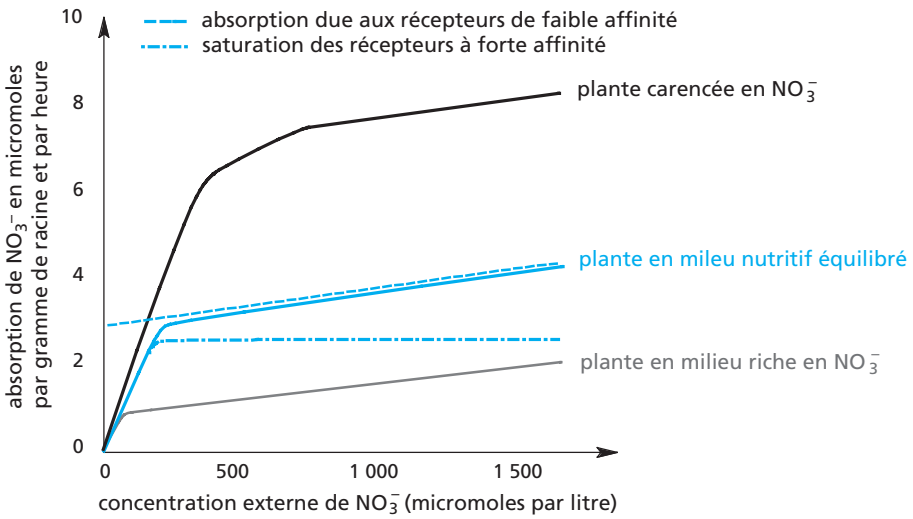


Figure 3.11 Transporteurs à forte ou à faible affinité pour les nitrates et ajustement de l'absorption aux ressources du milieu.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Si la plante est dans un milieu pauvre en NO_3^- avant l'expérience (courbe noire), la première partie est prolongée c'est-à-dire qu'il y a davantage de transporteurs à forte affinité. À l'inverse, si la plante est dans un milieu riche en NO_3^- avant l'expérience (courbe grise), alors les transporteurs à forte affinité sont peu nombreux. Ainsi la plante, selon ses besoins et les ressources dont dispose le sol, synthétise plus ou moins de transporteurs spécifiques.
Cette adaptation au milieu ne signifie pas un contrôle total. Une plante peut s'intoxiquer si le sol est trop riche en certains ions (figure 3.12). À partir d'une certaine concentration pour un ion donné, la plante se laisse envahir et sa croissance diminue : l'élément devient toxique. Ainsi certaines plantes sont qualifiées de **calcifuges** car elles ne peuvent se développer sur sol riche en calcium. À l'inverse, en trop faible concentration, un ion limite la croissance : il est alors qualifié de **facteur limitant**. L'apport d'engrais permet d'éviter que des ions comme NO_3^-, K^+ ou PO_4^{3-} soient limitants.

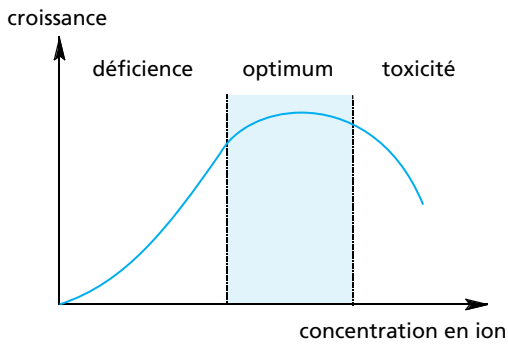


Figure 3.12 Forme générale de la courbe d'action d'un ion minéral sur la croissance

3.3 LA CIRCULATION ASCENDANTE DE LA SÈVE BRUTE

3.3.1 Les deux moteurs du flux de sève xylémienne

a) Mise en évidence

Des mesures précises des variations du diamètre journalier de tiges et du flux de sève brute sont données sur la figure 3.13.

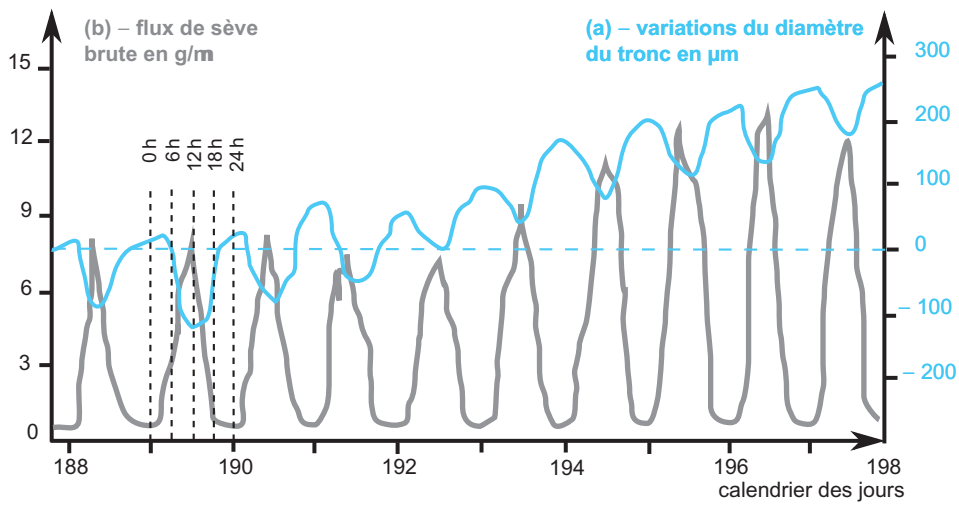


Figure 3.13 Variations du diamètre de la tige au cours du temps **(a)** et du flux de sève brute **(b)**.

Sur la courbe a, on observe globalement une diminution du diamètre le jour et une augmentation la nuit. Plus précisément, trois phases sont mises en évidence :

- une rapide baisse du diamètre de la tige après le lever de soleil,
- une rapide augmentation du diamètre de la tige dans l'après-midi,
- une augmentation moins forte du diamètre qui atteint un plateau en deuxième partie de la nuit. Ce plateau est supérieur à celui atteint la veille.

L'opposition avec la courbe b est nette : le flux de sève brute est élevé en première partie de la journée lorsque le diamètre de la tige diminue et ce flux diminue lorsque le diamètre du tronc augmente. Pour expliquer ces observations et cette opposition des courbes, il faut faire intervenir la transpiration mise en évidence au 3.1.2c : elle se met en place avec le lever du soleil (figure 3.16), diminue l'après-midi et s'annule la nuit ; elle varie donc comme le flux de sève (corrélation positive). Ainsi, on peut faire l'hypothèse que le moteur de la montée de la sève le jour est la transpiration foliaire qui par **traction** de la colonne d'eau engendre une pression négative ou **tension** (voir Ψ_h le jour dans le tableau 3.3) responsable de la diminution du diamètre des tiges. La nuit, la sève circule lentement et le tronc gagne en diamètre ce qui peut s'expliquer par la pression positive cette fois-ci (voir ce même tableau 3.3) ; un autre mécanisme, de **poussée** cette fois-ci, est donc en jeu. Nous allons expliquer ces moteurs de l'ascension de la sève brute dans les deux paragraphes suivants.

On observe également que le tronc gagne en diamètre tous les jours ; cela ne relève plus de la circulation de la sève brute mais d'un phénomène de croissance.

b) Transpiration foliaire et montée diurne de la sève brute

Nous venons de voir que la sève brute est sous pression hydrostatique négative ou tension le jour. Or le mécanisme physique le plus simple à invoquer est la traction ou aspiration au sein de fins capillaires à parois mouillables plongés dans l'eau. Ce phénomène relève des propriétés polaires de l'eau (établissement de liaisons hydrogène) sous trois aspects :

- les forces de capillarité c'est-à-dire les interactions électrostatiques faibles entre les molécules d'eau et la surface mouillable, elle-même polaire, qui assurent la traction vers le haut de la colonne d'eau ;
- la tension superficielle à l'interface eau-air qui fait que les molécules d'eau y demeurent liées entre elles malgré la traction à laquelle elles sont soumises ;
- la cohésion de la colonne d'eau qui répond à la traction sans se rompre sous l'effet de son propre poids.

La surface de l'eau prend en conséquence la forme d'un ménisque (figure 3.14b) dont le rayon est d'autant plus faible que la traction est forte. La pression négative sous le ménisque relève de la **loi de Jurin** évoquée déjà au § 3.1.3a soit $\mathbf{P_h = -2\,\gamma / r}$, γ étant la tension superficielle de l'eau. Pour un rayon r donné, la hauteur atteinte par capillarité est telle que la pression négative sous le ménisque compense la pression développée par le poids de la colonne d'eau soit :

$$2\gamma / r = h.\rho_e.g \text{ soit } h = 2\gamma / \rho_e.g.r \qquad (3.7)$$

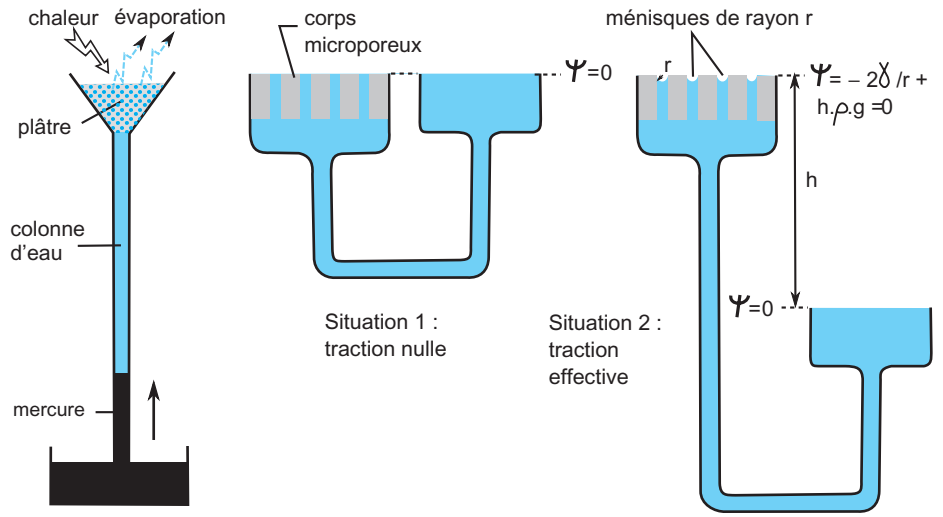
Mais est-ce suffisant pour expliquer la montée de la sève brute ?

Dixon, dès 1895, a démontré que la vaporisation de l'eau permettait d'entretenir cette traction (figure 3.14 a). Pour ce faire, il a placé un capillaire vertical rempli d'eau et surmonté d'un corps microporeux constitué d'un entonnoir contenant du plâtre au-dessus d'une cuve à mercure. Il constata que, peu à peu, le mercure montait dans le capillaire ce qui signifiait qu'il y avait traction par la colonne d'eau sus-jacente suite donc à la vaporisation de l'eau au niveau du plâtre. L'ajout d'une lampe pour accélérer l'évaporation confirme la chose car l'ascension du mercure s'accélère également. Dans cet exemple, l'ascension est strictement physique ; elle suppose de fins capillaires à parois mouillables, un corps microporeux au sommet, et de l'énergie, lumineuse en l'occurrence. L'analogie avec la plante est possible : les capillaires correspondraient aux vaisseaux, le corps microporeux à la feuille (mais quelle partie de la feuille exactement ?), la lumière étant la source d'énergie.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ Tenir la colonne de sève

La figure 3.14.b présente un modèle analogique du dispositif foliaire sous forme de deux récipients reliés entre eux, l'un à surface libre, l'autre à surface munie d'un corps microporeux. Dans la situation **1** où les deux récipients sont à la même hauteur, il n'y a aucun ménisque à la surface du corps microporeux ; le film d'eau est plan car aucune force de traction ne se développe au niveau des pores ($\Delta\Psi = 0$). Si on baisse le niveau du récipient de droite (situation **2**), celui-ci ne déborde pas ce qui signifie qu'à sa surface une force de traction vers le bas compense la force de pression dirigée vers le haut résultant du poids de la colonne d'eau de hauteur h. Cette traction prend sa source à la surface du corps microporeux où se développent les forces de capillarité au niveau des pores (assimilables à de fins capillaires) qui tiennent la colonne d'eau. L'interface eau/air s'incurve en de multiples ménisques. Et plus la tension s'accroît (baisse du récipient de droite par exemple), plus les ménisques se creusent.



(a) Expérience de Dixon **(b) Modélisation de la traction foliaire**

Figure 3.14 Modélisation de la montée de la sève brute.
(a) expérience de Dixon ; **(b)** interprétation pour deux situations différentes.

À quelle structure foliaire peut correspondre ce corps microporeux sachant qu'il doit posséder des pores « ajustables » aux dimensions variées du végétal ? En effet, d'après la relation (3.7), pour une plante herbacée de 1 m de hauteur, r est de l'ordre de 15 µm (pour une tension superficielle de l'eau γ de 75.10^{-3} N.m^{-1}) ; dans le cas d'un arbre de 100 m de haut, le rayon doit être au plus de 0,1 µm soit 150 nm (en fait, le rayon est forcément plus petit car il faut tenir compte, en sus de la pression liée au poids de la colonne, de la perte en charge dans les vaisseaux suite aux frottements de l'eau le long des parois – voir la relation (3.8)).

L'élément foliaire qui répond à ces besoins est le parenchyme lacuneux et plus précisément ses parois. Ce sont des entités hydrophiles par leur composition pecto-cellulosique donc mouillables, dont l'architecture en **méats** offre des pores de tout diamètre au niveau desquels se développent les interfaces eau/air en ménisques. Leurs rayons peuvent évoluer du micromètre lorsque la tension est faible (rayon r1 sur la figure 3.15) à la dizaine de nanomètres pour les mailles du réseau de fibrilles de cellulose (rayon r2 de la figure 3.15) lorsque la tension est forte. Cette variation de la dimension des rayons est certes fonction de la taille du plant mais également de la plus ou moins grande disponibilité en eau du sol (la traction s'accentue lorsque le sol s'assèche car son potentiel matriciel diminue alors fortement).

Mais si la colonne d'eau est soutenue grâce aux ménisques du corps poreux, cela n'explique pas son ascension.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, figure 3.40

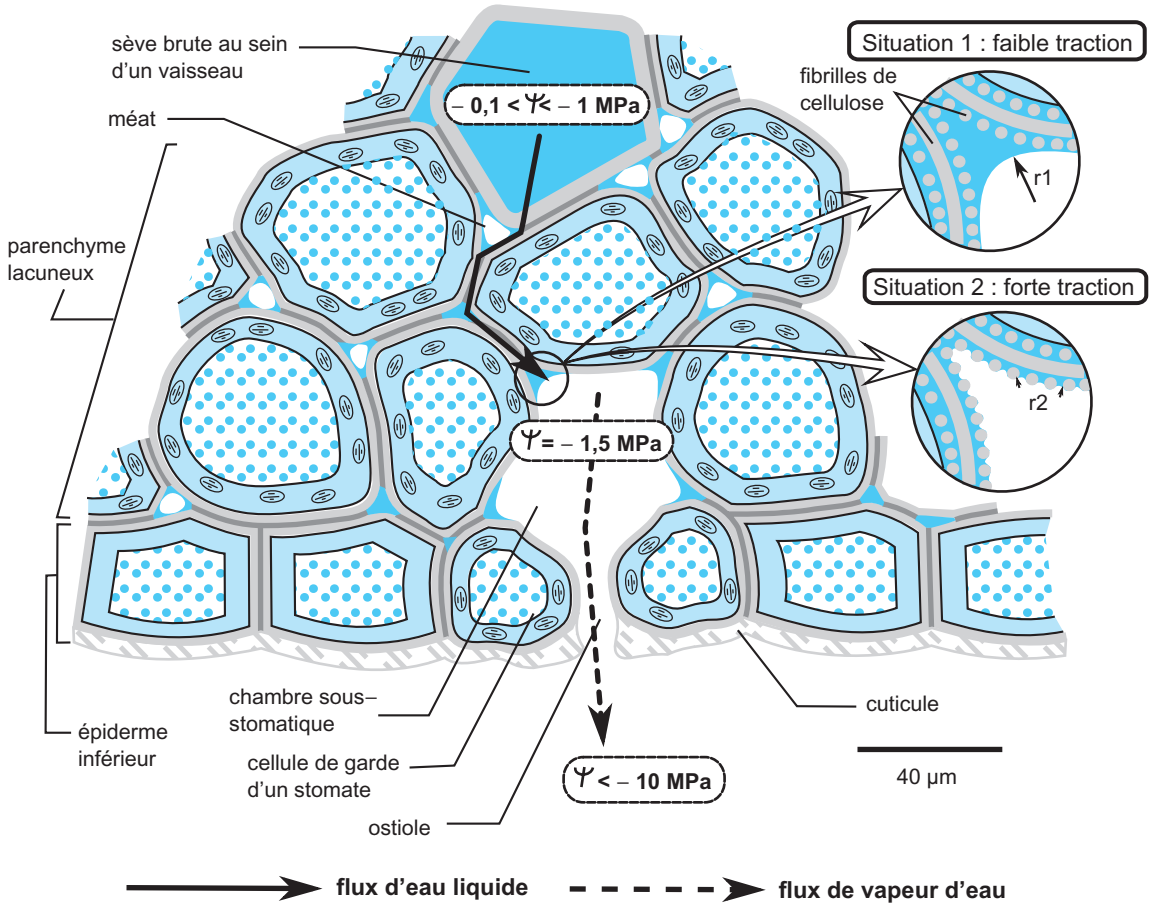


Figure 3.15 Le parenchyme lacuneux, les stomates et la traction de la sève brute.

➤ Tirer la sève grâce à la transpiration foliaire

À propos de la figure 3.13, nous avons noté que le flux de sève évoluait comme la transpiration au cours d'une journée et l'expérience de Dixon a confirmé l'importance de l'évaporation de l'eau . Cela signifie que chaque film d'eau qui s'évapore au niveau du parenchyme foliaire lacuneux est immédiatement remplacé. Ainsi la colonne d'eau progresse vers le haut au fur et à mesure de l'évaporation et la sève monte. La feuille se comporte comme une **pompe aspirante** alimentée par **l'énergie solaire**. Rappelons que la vaporisation d'un gramme d'eau consomme de l'ordre de 2,4 kJ environ soit 43 kJ par mole. Or 50 % environ de l'énergie solaire reçue par une feuille est utilisée à la vaporisation de l'eau. Cette énergie peut d'ailleurs se révéler excédentaire comme nous le verrons au § 3.3.2b.

Voir « l'eau molécule polaire », *Biologie 1re année*, chapitre 2, encart 2.1

Par ailleurs, plus la transpiration est forte (situation observée lorsque l'air s'assèche), plus la vitesse de la sève est importante en raison d'une traction de plus en plus grande faisant suite à la diminution du potentiel hydrique atmosphérique. Pour le montrer, il est possible d'écrire la loi de Poiseuille (3.6) sous une autre forme faisant intervenir la vitesse moyenne v_m et la section d'écoulement S, avec toujours 1 et 2 désignant base et sommet de la colonne d'eau :

$$Jv_{1\to2} = -(\Pi.r^4/8\eta).([\Delta P_z/\Delta z] + \rho_e.g) = v_m.S = v_m.\Pi.r^2$$

$$\text{soit } v_m = -(r^2/8\eta.\Delta z).(\Delta P_z + \Delta z.\rho_e.g) \qquad (3.8)$$

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Voir « la loi d'Ohm » chapitre 18, § 18.1.1a

➤ Vaincre les résistances

De même la loi de Poiseuille peut être reformulée par analogie avec la loi d'Ohm pour faire apparaître la **résistance hydraulique** R_{xyl} du xylème à l'avancée de la sève (les forces de frottement sur les parois des molécules d'eau en mouvement sont d'autant plus fortes que le rayon du conduit est faible). Exprimons ΔP_z à partir de la relation (3.6) ; il vient :

$$\Delta P_z = -J_v.(8\eta.\Delta z/\Pi.r^4) - \Delta z.\rho_e.g = -R_{xyl}.J_v - \Delta z.\rho_e.g \qquad (3.9)$$

La résistance hydraulique R_{xyl} vaut donc $(8\eta.\Delta z/\Pi.r^4)$; elle est bien proportionnelle à la longueur du conduit, à la viscosité du liquide transporté et inversement proportionnelle au rayon à la puissance 4. La différence de pression hydrostatique $(Pz_2 - Pz_1)$ soit $(P_{feuille} - P_{sol})$ dans le cas considéré comporte deux termes, le premier imputable aux frottements, le second correspondant à la pression à développer pour vaincre par le poids de la colonne d'eau.

Ainsi, si on considère par exemple un arbre de 50 m de haut, muni de conduits de 20 µm de rayon, dont la sève brute circule à 3,6 $m.h^{-1}$ (soit 1 $mm.s^{-1}$) et possède une viscosité dynamique à 20 °C égale à 10^{-3} Pa.s (celle de l'eau compte tenu de son caractère dilué), la différence de pression entre le sommet et la base des vaisseaux $(P_{z2} - P_{z1})$ doit être de –1,5 MPa. Elle se décompose en –0,5 MPa nécessaire pour tracter la colonne d'eau et en –1 MPa pour vaincre les forces de frottement. Cette différence de pression est obtenue le jour par traction (pompe aspirante) et la nuit par poussée (pompe refoulante) comme nous allons l'expliquer dans le paragraphe suivant.

Toutefois, lorsque la tension devient trop forte, des ruptures dans la colonne d'eau apparaissent : c'est le phénomène de **cavitation**. Il tient aux limites de cohésion entre les molécules d'eau dont les liaisons H sont alors rompues. Des cavités gazeuses apparaissent et interrompent la continuité du flux de sève : on parle d'**embolies** dans le circuit xylémien. C'est en particulier le cas lors des périodes de stress hydrique estivales ou d'alternances gel/dégel hivernales. La modification du trajet de la sève au niveau de ponctuations latérales et la persistance de parois transversales microporeuses tous les dix éléments de vaisseaux environ permettent de contourner la zone où se trouve l'embolie et d'en limiter la propagation verticale. Nous allons voir au paragraphe suivant que la poussée racinaire est un des mécanismes qui rétablie la continuité de la sève brute.

c) La poussée racinaire nocturne

Des observations montrent que la circulation de la sève brute n'est pas toujours corrélable à la transpiration foliaire. Ainsi, la nuit, il n'y a pas de transpiration et néanmoins la sève continue à circuler mais plus lentement que le jour ; sa pression est alors positive (tableau 3.3). Et si l'on coupe près de la base un pied de vigne, on observe un écoulement de sève brute par la section ; il n'y a pourtant plus de transpiration possible et le mécanisme apparaît ici comme une poussée par la base. De même, il est possible de voir en fin de nuit des gouttes d'eau sur le bord des feuilles : c'est le phénomène de **guttation**. Là encore ce n'est pas la transpiration qui en est responsable, l'air étant en général saturé en vapeur d'eau à ce moment-là ; il s'agit d'un débordement de la sève par les stomates et le seul mécanisme possible est une poussée basale. On a appelé **poussée racinaire** ce second mécanisme de circulation de la sève brute.

La sécrétion active d'ions dans le xylème (§ 3.2.4) et la baisse résultante de potentiel hydrique (par sa composante osmotique Ψ_o) entraînent l'eau dans le xylème. Cette entrée d'eau est responsable d'une poussée vers le haut de la colonne de sève en raison du caractère inextensible des parois verticales des vaisseaux. Un déplacement en masse ou **courant de masse** se développe à l'image de ce qui se réalise au niveau d'un **osmomètre**. Ce phénomène , occulté le plus souvent le jour par l'effet de traction lié à la transpiration, est par contre essentiel la nuit car la transpiration y est faible voire nulle (stomates fermés). L'unique moteur devient cette poussée. La sève est alors sous pression ce qui explique l'augmentation de diamètre des tiges la nuit (figure 3.13) et le système se comporte en **pompe refoulante**.

Quel peut être l'ordre de grandeur de cette poussée ? Le tableau 3.3 nous apprend que le potentiel osmotique Ψ_o atteint la nuit –0,5 MPa ce qui signifie la possibilité de développer une pression hydrostatique de +0,5 MPa (en considérant les parois des vaisseaux comme inextensibles),

apte à soulever une colonne d'eau de 50 m de hauteur si on envisage un mouvement suffisamment lent pour pouvoir négliger la perte en charge liée aux frottements (hypothèse réaliste pour la circulation la nuit). À quelle concentration en solutés cela correspond-t-il ? En reprenant l'expression du potentiel osmotique $\Psi_o = -R.T.C_s$, on en déduit qu'il faut, à 20 °C, une osmolarité C_s de l'ordre de 200 osmol.m^{-3} soit 0,2 osmol.l^{-1}. Par rapport à l'osmolarité le jour (tableau 3.1 – osmolarité totale proche de 20 mosmol.l^{-1}), cela traduit une augmentation de la concentration de la sève brute d'un facteur 10 (cela ne signifie pas obligatoirement que la sécrétion augmente du même facteur car, le jour, la sève est aspirée et cette aspiration a pour effet de la diluer).

Les organes peu transpirants le jour car protégés, comme les bourgeons et les jeunes pousses, bénéficient ainsi la nuit d'une alimentation égale aux autres parties du plant aérien et plus « riche » en éléments minéraux que le jour ce qui compense le désavantage diurne. La poussée racinaire participe également à la restauration du continuum hydraulique des vaisseaux touchés par l'embolie le jour et c'est un mécanisme important au printemps, lors du débourrement, avant que les feuilles ne se mettent en place car c'est le seul moteur de la montée de la sève brute.

ENCART 3.5

Les relations entre structure et fonction des cellules conductrices

La loi de Poiseuille nous a permis déjà de souligner l'importance du rayon des conduits dans le flux de sève. Elle est illustrée par l'accroissement du diamètre des vaisseaux du xylème primaire, entre protoxylème et métaxylème, qui répond à la croissance du plant et à l'augmentation des surfaces transpirantes donc des besoins en eau. Il en est de même au sein du bois où, dans une couche annelle, le bois initial de printemps est riche en gros vaisseaux à la différence du bois final d'été, riche en fibres mais pauvre en vaisseaux. Par ailleurs le gradient de pression hydrostatique $\Delta P_z/\Delta z$ ne peut exister que parce que les parois longitudinales des trachéides et des vaisseaux sont renforcées au moyen de parois secondaires plus ou moins développées (elles sont annelées ou spiralées dans le protoxylème, réticulées et ponctuées dans le métaxylème et le bois) d'une part, et parce que ces parois primaires et secondaires sont cimentées par la lignine d'autre part. Les conduits peuvent ainsi résister tant à l'éclatement (sève sous pression la nuit) qu'à l'écrasement (sève sous tension le jour). Il en est un peu de même pour les trachées des insectes, conduits renforcés par des anneaux ou ténidies. Par ailleurs, la lignine, hydrophobe, limite les frottements le long des parois. Signalons également que le développement de perforations au sein des vaisseaux et l'accroissement de leur diamètre améliorent certes le débit mais les rendent plus sensibles à l'embolie. Sur ce point, les Pinophytes dont les tailles sont souvent impressionnantes disposent de structures moins sensibles que sont les trachéides à ponctuations aréolées. Leur diamètre est en effet plus modeste et il n'y a pas de perforations sur le trajet vertical mais des ponctuations aréolées dont le torus s'apparente à une soupape qui vient se plaquer sur l'anneau en cas de « surpression » (retour à la pression atmosphérique par exemple alors que la sève était sous tension). Ce dispositif restreint l'embolie à une seule cellule et non à toute la colonne, rendant la restauration nocturne par poussée racinaire plus aisée. Ces particularités des Pinophytes sont sans doute une des raisons qui fait que ce sont les arbres qui montent le plus au en altitude (étage subalpin) et en latitude (taïga) alors que les arbres angiospermes colonisent peu ces zones.

L'acquisition de l'aptitude à fabriquer la lignine chez les trachéophytes explique à la fois leur taille considérable, en particulier suite au développement du bois, et leur faculté à conduire la sève brute sur de grandes distances.

Voir *Biologie 1re année*, figure TP3.7, cahier couleur page 21

Voir *Biologie 1re année*, figure TP13.3

Voir chapitre 2, § 2.2.4

Voir figure TP10.2 et photo 2, cahier couleur page 24

3.3.2 La transpiration foliaire

Comme il a été montré au paragraphe 3.1.2c, la plante perd de l'eau par évaporation au niveau des feuilles et plus précisément des stomates (figure 3.4). Nous allons étudier le fonctionnement de cette structure vitale pour la plante puisqu'elle contrôle le flux de vapeur d'eau de la chambre sous-stomatique vers l'extérieur et également les autres flux gazeux, photosynthétiques voire respiratoires.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

a) Turgescence et ouverture des stomates

En montant des épidermes dans une solution de saccharose hypertonique ou dans de l'eau pure, on observe que les stomates sont fermés dans le premier cas mais ouverts dans le second (la solution d'eau pure est hypotonique). C'est donc la **turgescence** qui est responsable de l'ouverture. Pourquoi ? Parce que la paroi des cellules de garde est plus épaisse autour de l'ostiole et ne peut guère se déformer. Ce sont en conséquence les parois opposées à l'ostiole (figure 3.4) qui s'étirent, entraînant l'écartement des parois qui encadrent l'ostiole car elles en sont solidaires de part la disposition radiale de fibrilles de cellulose qui transmettent la déformation : l'ostiole s'ouvre ainsi.

b) Contrôle de l'ouverture des stomates

➤ Paramètres du milieu et degré d'ouverture

On observe sur la figure 3.16 pour des plantes sans déficit hydrique ni ensoleillement excessif, dont le comportement est considéré comme typique, que les stomates s'ouvrent avec le jour et présentent rapidement une ouverture quasi maximale. À partir de midi apparaît une fermeture d'abord lente puis rapide en fin de journée qui aboutit à leur fermeture la nuit. Certaines plantes présentent toutefois des variantes avec par exemple, sous fort ensoleillement, une amorce de fermeture en milieu de journée puis une réouverture en cours d'après-midi (plantes à « dépression de midi »). Par ailleurs, les journées pluvieuses, les stomates s'ouvrent moins et, en cas de stress hydrique prolongé, ils s'ouvrent peu et uniquement le matin. Enfin les plantes à métabolisme de type CAM n'ouvrent leurs stomates que de nuit.

Voir « le cycle de carboxylation en C3-C4 », *Biologie 1re année*, chapitre 6, § 6.5.3b

Les facteurs du milieu contrôlant l'ouverture sont donc la lumière (effet positif), la température et le stress hydrique (effet négatif). Non visible sur ce document, le CO_2 et le vent influencent le dégré d'ouverture. Mais comment agissent ces paramètres sur la plante ?

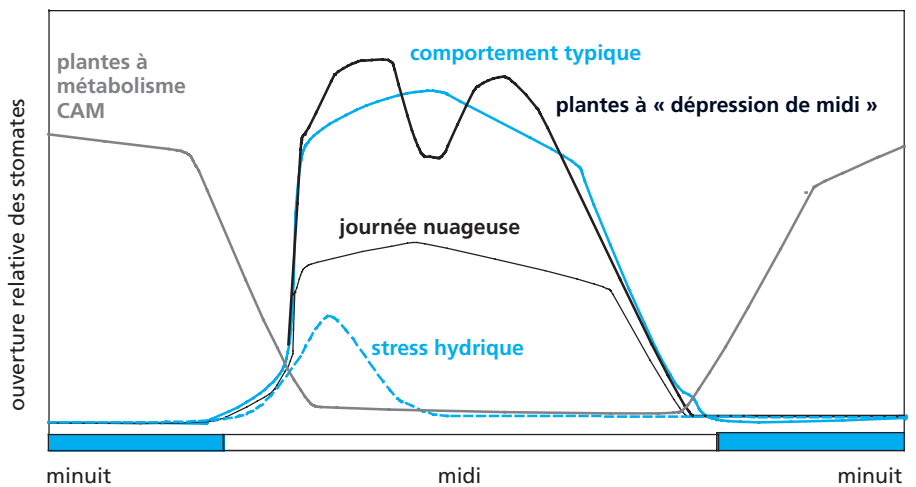


Figure 3.16 Paramètres du milieu et ouverture - fermeture des stomates.

➤ Lumière bleue et chaîne de transduction jusqu'aux canaux potassiques

Les études des effets de la lumière sur l'ouverture des stomates montrent une double réponse, l'une relevant de leur activité photosynthétique et impliquant les longueurs d'onde du bleu et du rouge, l'autre très spécifique et ne concernant que les longueurs d'onde dans le bleu. Pour mettre en évidence cette dernière, des stomates sont soumis dans un premier temps à un éclairement en lumière rouge, saturant pour l'activité photosynthétique (figure 3.17a) ; il y a ouverture des ostioles. Lorsque celle-ci est stable, on ajoute un second éclairement de lumière bleue uniquement. L'ouverture reprend et double quasiment. La lumière bleue agit dans ce second

cas en tant que stimulus et non pas comme facteur énergétique. Il est possible de tester l'influence des diverses longueurs d'onde bleues et de construire un spectre d'action (figure 3.17b). La comparaison de ce dernier avec divers spectres d'absorption de pigments montre qu'il y a corrélation avec celui de la zéaxanthine, une xanthophylle des chloroplastes. D'ailleurs des mutants d'Arabidopsis déficients en zéaxanthine ne présentent plus de réponse à la lumière bleue.

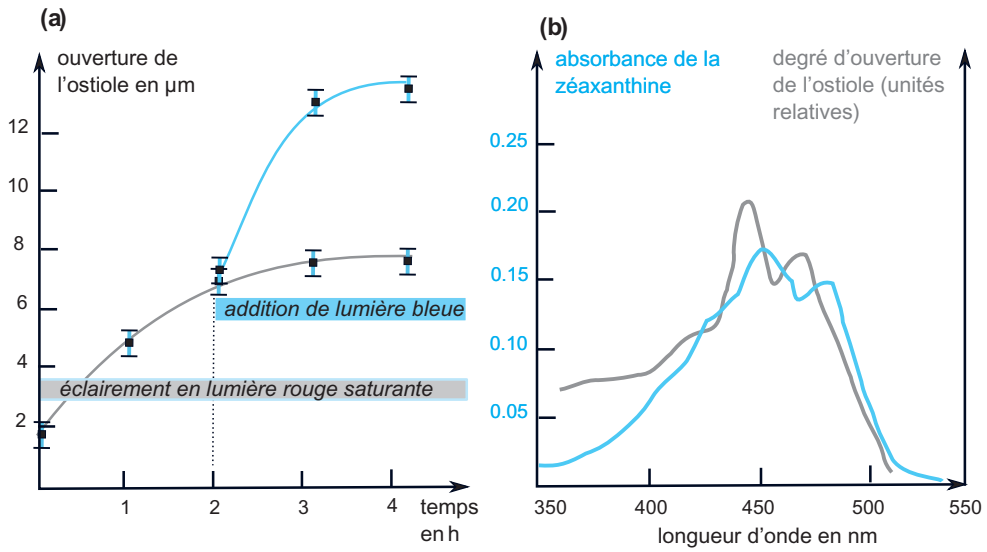


Figure 3.17 Degré d'ouverture des stomates soumis à un double éclairement **(a)** ; comparaison entre le spectre d'action (influence de la longueur d'onde sur l'ouverture) et le spectre d'absorption de la zéaxanthine **(b)**.

Par ailleurs le suivi du pH extracellulaire durant ces expériences montre une acidification du milieu moins d'une minute après le début d'éclairement par la lumière bleue. Et l'ajout du vanadate, inhibiteur spécifique de la pompe à protons, conduit à l'absence du second temps d'ouverture. Il y a donc, suite à l'exposition à la lumière bleue et à sa perception par les zéaxanthines, expulsion de protons par activation de pompes protoniques membranaires. Mais comment comprendre le flux entrant d'eau ? Quels solutés sont impliqués

Dès les années 1960, il fut possible de montrer que la concentration en K^+ augmente considérablement au sein des cellules de garde lors de leur turgescence (elle passe de 100 mM à plus de 400 mM). Mais est-ce le seul ion concerné ? La technique du **patch-clamp** appliquée aux protoplastes (des cellules végétales sans paroi ce qui offre la possibilité d'accéder au plasmalemme) permet d'identifier les ions voire les canaux ioniques en jeu. Dans la configuration « cellule entière », on mesure la somme des courants élémentaires des canaux ioniques suite à une série de stimulations où la ddp transmembranaire imposée varie. Les résultats sont reportés sous forme d'un graphe exprimant la relation entre le courant global et la ddp imposée (figure 3.18). Le potentiel de repos des cellules de garde utilisées est de l'ordre de –60 mV dans cette expérience.

Voir « la technique du patch-clamp », chapitre 12, encart 12.2

Entre –20 et –100 mV environ, on n'enregistre pas de courant. Par contre une hyperpolarisation en deçà de –100 mV provoque un courant entrant et une dépolarisation au-delà de –20 mV un courant sortant. Quel(s) ion(s) est(sont) responsable(s) de ces courants ? Le remplacement du potassium par du sodium dans la solution où baignent les cellules, donc en contact avec la face externe des plasmalemmes, fait disparaître tout courant. Il en est de même lorsqu'on lui subsitue du baryum qui est un inhibiteur sélectif des canaux potassiques entrants. Le fait qu'il s'agisse dans les deux cas de courants potassiques mais régis par des canaux distincts concorde avec le potentiel d'équilibre de K^+ qui est ici de –60 mV.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

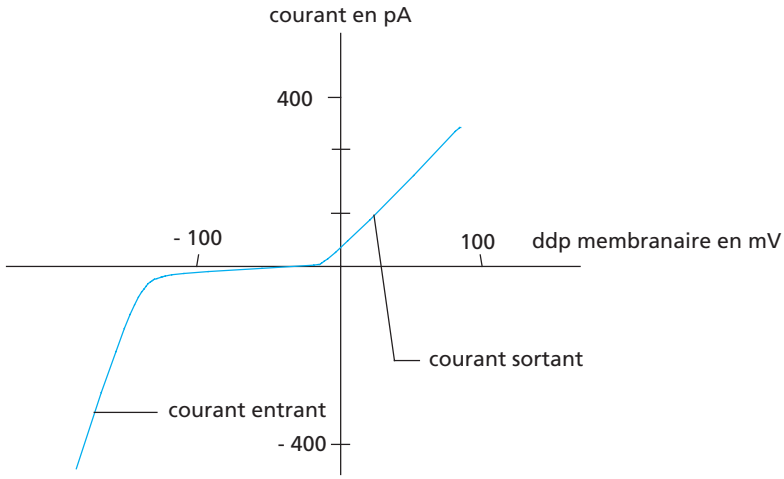


Figure 3.18 Relations entre les ddp imposées et les courants mesurés en configuration « cellule entière ».

Les canaux entrants à K^+ (de type « shaker » – § 3.2.3b) sont donc mobilisés lorsque l'hyperpolarisation provoquée par la sortie de H^+ atteint le seuil de – 100 mV ; il s'agit de canaux voltage-dépendants. Les ions Cl^- sont également impliqués mais ils pénètreraient dans la cellule en symport avec H^+ (la force électrique est en effet défavorable à cet influx).

La chaîne de transduction reste à préciser entre la zéaxantine chloroplastique d'une part, les pompes à protons membranaires (leur activation relèverait d'une phosphorylation) et les canaux ioniques voltage-dépendants d'autre part ; l'intervention de protéines G est pressentie.

Voir « le cycle de carboxylation en C3-C4 », *Biologie 1re année*, chapitre 6, § 6.5.3b

D'autre part, le relèvement du pH intracellulaire par suite de l'expulsion des protons activerait la PEPcarboxylase et donc la synthèse d'un autre anion, organique, le **malate**. Par l'accumulation de K^+, de Cl^- et de malate, le potentiel hydrique intracellulaire est ainsi abaissé ce qui favorise l'entrée d'eau dans la cellule de garde et la turgescence. Il est à noter que le processus est parfaitement inverse pour les cellules voisines des stomates ou cellules auxiliaires (pertes de K^+, de Cl^- et sortie d'eau) dont la plasmolyse permet la turgescence des premières.

➤ Intervention de la photosynthèse

Nous avons constaté que la lumière intervenait également par la photosynthèse (figure 3.17a). Le degré d'ouverture des stomates suit en effet l'intensité de la photosynthèse dans la feuille. Les photoassimilats (des trioses) passent dans le hyaloplasme où ils sont transformés en saccharose qui est stocké en partie dans la vacuole. Il contribue à la baisse de potentiel hydrique et à l'entrée d'eau responsable de la turgescence. Le suivi des concentrations en K^+ et en saccharose au cours de la journée montre que les deux mécanismes se succèdent : le matin, c'est l'effet « lumière bleue » et entrée de K^+, de Cl^- qui permet l'ouverture des stomates alors que la photosynthèse n'est pas encore « opérationnelle » ; le reste de la journée,c'est elle qui est responsable du maintien de l'ouverture (figure 3.19).

➤ Fermeture des stomates

La fermeture des stomates résulte quant à elle de la perte de turgescence soit par évaporation, mécanisme dit hydropassif, soit par chute de l'activité photosynthétique et de la concentration en saccharose en fin de journée ; le mécanisme est dit hydroactif dans ce cas. Cela ne vaut pas pour les plantes présentant une « dépression de midi » et celles soumises à un stress hydrique prolongé.

Des expériences démontrent que **l'acide abscissique** (ABA) est alors responsable de la fermeture des stomates. L'origine de l'ABA est double : il provient soit du chloroplaste, soit de la racine. L'ABA est produit à partir de terpénoïdes en C_{40} dont peut-être la zéaxanthine et il

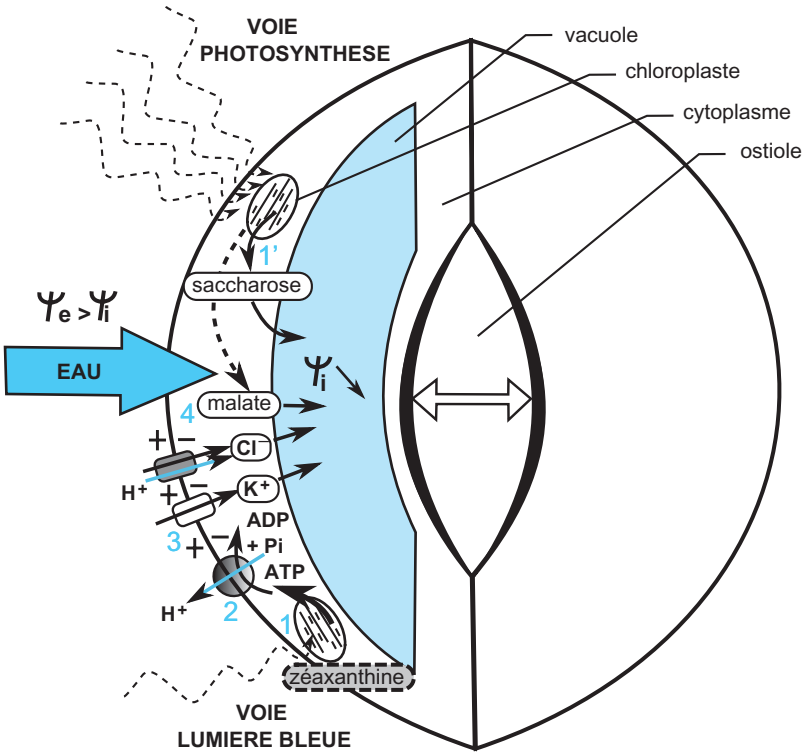


Figure 3.19 Ouverture des stomates : schéma bilan.

existe sous deux formes, la forme acide non chargée (ABAH) en deçà de son pK_a de 4,7 et la forme basique anionique (ABA^-) au delà. La première traverse les membranes mais pas la seconde. Il pourrait être ordinairement séquestré sous forme anionique dans les chloroplastes le jour par suite de la photosynthèse qui augmente le pH du stroma et libéré le soir consécutivement à l'arrêt de la photosynthèse et à « l'acidification » du stroma (forme ABAH diffusible). Or, lors d'un stress hydrique, on observe une acidification rapide du stroma des chloroplastes ce qui expliquerait la diffusion dans le cytosol de l'ABA déjà présent dans le chloroplaste mais séquestré, et la rapidité de son action. D'autre part la racine synthétise également de l'ABA en cas de stress hydrique lequel est transporté sous forme acide via la sève brute (pH entre 5 et 6) vers les feuilles et y agit. Le pH extracellulaire de la paroi étant également acide, l'ABA sous forme neutre pourrait traverser passivement la membrane plasmique , s'y transformer en forme anionique au contact du pH « basique » du cytosol et ainsi, piégé dans la cellule, exercer son action. Les racines limitent en conséquence les pertes d'eau foliaire, à distance, lorsque l'alimentation en eau est déficitaire.

Voir « interaction récepteur-protéine G », chapitre 11, § 11.3.1d

Au niveau cellulaire, l'ABA cytosolique active, par l'intermédiaire d'IP_3 et du Ca^{2+}, les canaux Cl^- sortants et inhibe les pompes protoniques ce qui diminue la polarisation du plasmalemme et interrompt en conséquence la stimulation des canaux voltage-dépendants entrants. Cette dépolarisation active à l'inverse les canaux K^+ sortants (de type « shaker » mais avec un senseur de ddp conduisant à un effet opposé à celui des canaux entrants). La sortie de K^+ et de Cl^- entraîne une hausse du potentiel osmotique qui devient moins négatif. L'eau quitte la cellule : il en résulte la plasmolyse des cellules de garde et donc la fermeture du stomate.

Au final, ouverture et fermeture des stomates relèvent de deux mécanismes complémentaires, l'un étroitement dépendant de la photosynthèse (la voie « saccharose »), l'autre tributaire des perméabilités de la membrane plasmique aux ions K^+ et Cl^- (la voie « potassique »). En cas de stress hydrique, l'ABA agit sur la seconde.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

3.4 CHARGE DU PHLOÈME ET CONDUCTION DE LA SÈVE ÉLABORÉE

3.4.1 La dualité trophique du végétal chlorophyllien

Voir « fonctionnement du chloroplaste », *Biologie 1re année*, chapitre 6, § 6.4.4

Les parties chlorophylliennes d'un végétal sont le siège de la photosynthèse à l'origine de diverses molécules organiques, les photoassimilats et de l'autotrophie à divers éléments. Ce sont essentiellement les feuilles qui constituent à ce titre des **organes « sources »** (exportateurs). Les autres parties du végétal, racines, tiges et bourgeons, graines et fruits, sont au contraire hétérotrophes au carbone. Ces organes qualifiés de **« puits »** (importateurs) sont alimentés par la sève élaborée (§ 3.1.1a) issue de la photosynthèse. Ces divers processus sont l'objet de ce paragraphe dans lequel nous aborderons :

- un premier transfert trophique latéral dans la feuille conduisant au chargement du phloème au sein des organes sources ;
- un transfert longitudinal, ascendant ou descendant, dans les tubes criblés phloémiens ; c'est la circulation de la sève élaborée ou phloémienne ;
- un second transfert latéral au sein des organes de destination : c'est le déchargement du phloème au niveau des organes puits**.**

La corrélation trophique assurée par la sève élaborée concourt à l'unité de l'organisme végétal constitué d'organes trophiquement différents.

3.4.2 La veine mineure, carrefour entre les deux sèves

a) L'organisation structurale d'une veine mineure

Les **veines mineures** (figure 3.20) du limbe sont les ramifications ultimes des nervures où les cellules conductrices se terminent en cul-de-sac. Elles sont constituées d'un ou de deux éléments de vaisseaux en contact direct avec le **complexe phloémien** (cellules compagnes et tubes criblés associés) qui y est bien développé, et sont encadrées par les cellules du mésophylle ; elles ne sont jamais très éloignées d'une chambre stomatique par ailleurs.

Voir « le phloème », *Biologie 1re année*, TP13, § 13.2.2a

Les **tubes criblés** du phloème sont bordés par une cellule particulière ou cellule compagne. Ces cellules, nucléées, au métabolisme élevé, présentent les caractéristiques de cellules de transfert (invaginations de leur paroi) et communiquent largement avec les tubes criblés par des plasmodesmes dont certains sont ramifiés ou branchus. Ces cellules fourniraient aux tubes criblés l'ATP dont ils ont besoin.

Le complexe phloémien et les cellules du mésophylle présentent globalement deux types de relations qui conditionnent les processus physiologiques à l'origine de la charge du phloème (§ 3.4.3) :

- soit les parois entre mésophylle et complexe phloémien sont dépourvues de plasmodesmes ; la voie symplasmique est donc discontinue, interrompue à ce niveau (cas de nombreuses herbacées) ;
- soit les plasmodesmes sont présents à tous les niveaux ; la voie symplasmique est ininterrompue du mésophylle aux tubes criblés (cas de certaines espèces arborescentes, des cucurbitacées comme la courge et des vitacées comme la vigne).

Ces veines sont le point d'aboutissement de la sève brute et le point de départ de la sève élaborée donc un carrefour du transit hydro-minéral notamment.

b) Les trois destinations de l'eau apportée par la séve brute

La figure 3.21 consigne les trois voies empruntées par l'eau de la sève brute au niveau de la veine mineure :

- une partie importante de l'eau xylémienne quitte le vaisseau par l'apoplasme et se vaporise dans les espaces intercellulaires avant de rejoindre la chambre sous-stomatique puis l'atmosphère externe ; il s'agit de l'eau transpirée (figure 3.20) ;
- une faible part de l'eau est utilisée à alimenter les tissus foliaires, pour leur croissance ou leur métabolisme (la photosynthèse) ;

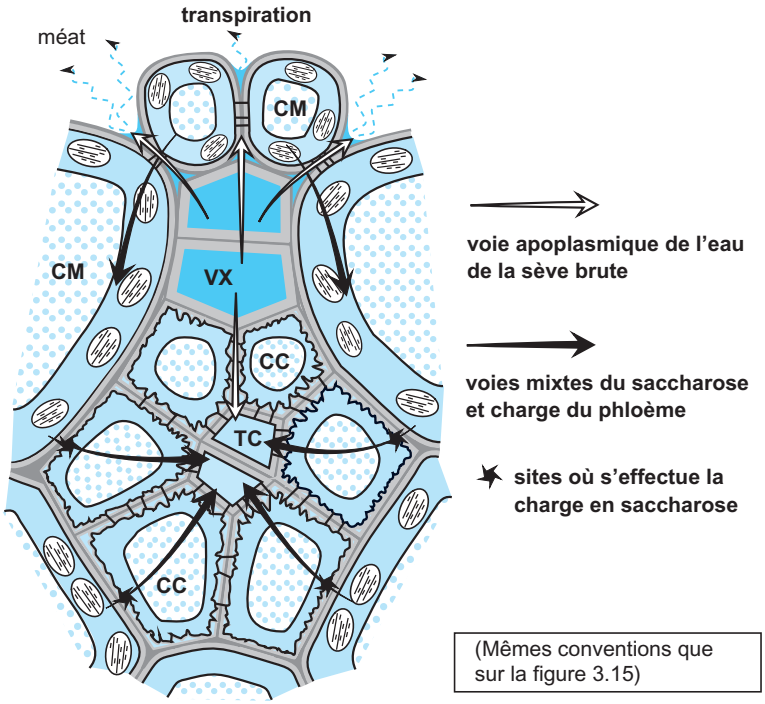


Figure 3.20 Organisation d'une veine mineure.

TC : tube criblé ; CC : cellule compagne (ou de transfert) ; VX : vaisseau du xylème ; CM : cellule du mésophylle.

- une dernière part, modeste elle aussi, est transférée aux tubes criblés dont le potentiel hydrique est inférieur à celui des éléments de vaisseau. Cette eau et les solutés minéraux qu'elle contient vont alimenter, via le phloème, les organes dont la transpiration est faible : bourgeons, jeunes organes et fruits.

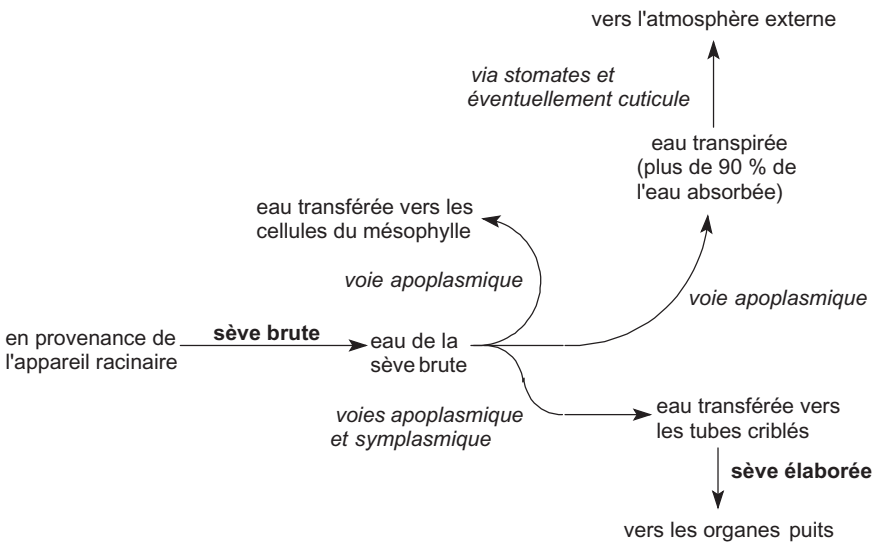


Figure 3.21 Les trois destinations de l'eau au niveau d'une veine mineure.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Remarque : à l'occasion de la transpiration au sein de l'apoplasme, les ions minéraux transportés et non consommés sont exclus. Ce surplus est en général remobilisé par charge dans les tubes criblés et ainsi redistribué au reste du plant, notamment aux parties peu transpirantes (donc peu alimentées) comme les bourgeons. La sève élaborée prend donc le relais de la sève brute pour l'alimentation minérale.

3.4.3 La charge des tubes criblés au niveau foliaire

Des mesures réalisées *in situ* montrent que le saccharose est plus concentré dans les cellules compagnes et les tubes criblés (de 0,3 à 0,9 mol.L^{-1}) que dans les cellules du mésophylle et leur apoplasme (0,01 à 0,05 mol.L^{-1}) ce qui signifie qu'il est accumulé activement dans le complexe phloémien. Cette **charge** dépend des relations entre mésophylle et complexe phloémien.

- Lorsque la voie symplasmique est interrompue entre les deux, la charge fait intervenir des pompes à protons portées par le plasmalemme de la cellule compagne (figure 3.22). Ce transport primaire est à l'origine d'une exsorption d'ions H^+ dans la paroi séparant les deux complexes. Le retour spontané de ces protons dans la cellule compagne par diffusion constitue le moteur de l'accumulation de saccharose dans la cellule compagne puis dans le tube criblé. Il s'agit d'un transport actif secondaire de type symport H^+/saccharose. Divers arguments étayent cette hypothèse : mesures de pH (l'entrée de saccharose relève le pH extracellulaire), mesures de ddp transmembranaire, utilisation d'inhibiteurs de respiration. La détection par immunochimie des pompes et des cotransporteurs montre qu'ils sont étroitement associés au sein des membranes plasmiques des cellules-compagnes, en particulier au niveau des invaginations des parois de ces cellules de transfert où la surface d'échanges est accrue. Le transfert des photoassimilats est donc tour à tour symplasmique (dans les cellules assimilatrices), apoplasmique (à la frontière des deux ensembles) puis à nouveau symplasmique dans le complexe phloémien.
- Lorsque la voie symplasmique est continue du mésophylle aux tubes criblés, un autre processus de charge est proposé. Une cellule « intermédiaire », variante de la cellule compagne, transforme le saccharose en tri- ou tétraosides (des oses tel le galactose sont greffés sur le saccharose et produisent du raffinose ou du stachyose). L'utilisation du saccharose à ce niveau diminue localement sa concentration et est à l'origine de sa diffusion depuis les cellules du mésophylle. Du fait de leur encombrement supérieur, les tri- et tétraosides ne peuvent refluer vers les cellules du mésophylle dont les plasmodesmes sont trop étroits. Par contre ils peuvent emprunter les plasmodesmes branchus, plus larges, et diffusent dans les tubes criblés. Ce modèle demande à être confirmé.

Remarquons l'importance de la séparation des voies de transfert au niveau des cellules du mésophylle et de la veine mineure (figure 3.20). Elles sont le siège d'un flux sortant d'eau par voie apoplasmique (l'eau transpirée – § 3.4.2b) et d'un flux entrant de saccharose par voie principalement symplasmique ; deux flux opposés qui ne se contrecarrent pas.

La charge du saccharose dans les tubes criblés abaisse leur potentiel hydrique, qui est inférieur à celui de la sève brute. Cette différence est à l'origine du transfert d'eau du xylème vers le phloème annoncé ci-dessus (§ 3.4.2b).

3.4.4 La circulation de la sève élaborée

a) Caractéristiques générales du transfert longitudinal

La sève phloémienne exsude spontanément de stylets de pucerons. Cela démontre qu'elle est **sous pression**, à l'image de la sève brute la nuit. Le branchement de micromanomètres sur ces stylets permet d'en mesurer la pression hydrostatique et de constater qu'elle est plus élevée au niveau des zones « sources » que des zones « puits ».

La vitesse de circulation est de l'ordre de 1 m.h^{-1} soit inférieure à celle de la sève brute. La lumière des tubes criblés occupée par le mictoplasme et la petite taille des cribles sont autant de

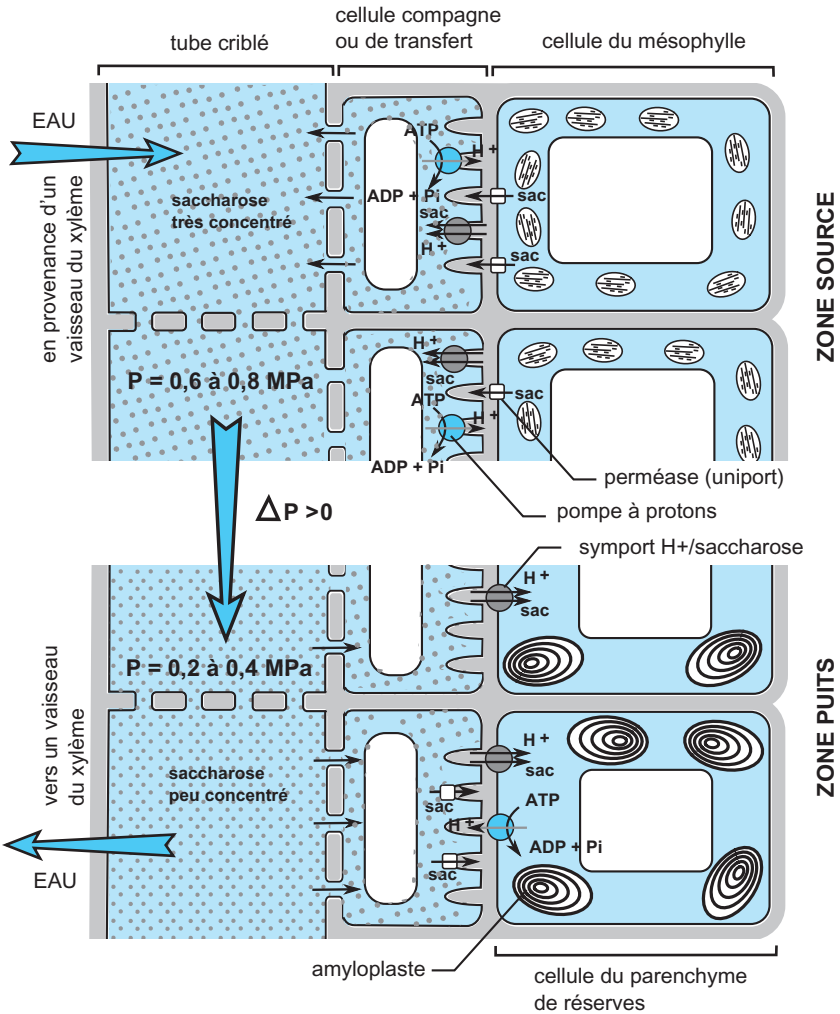


Figure 3.22 Charge et décharge du phloème.
À propos des zones sources, l'exemple illustré est celui où la voie symplasmqiue est interrompue entre le mésophylle et le complexe phloémien.

freins à la progression de la sève phloémienne qui expliquent les valeurs modestes de la vitesse du transfert longitudinal.

Quant au sens de circulation, l'usage de ^{14}C montre qu'il est fonction de la localisation des zones « puits » par rapport aux zones « sources » ; il est tant descendant (des feuilles vers les racines) qu'ascendant (des feuilles aux bourgeons et aux fleurs puis aux fruits) (figure 3.1).

Cette différence de pression hydrostatique entre zones source et puits est essentielle puisqu'elle est le moteur de ce flux et qu'elle en impose le sens. Quelle est son origine?

Dès 1930, **Münch** avança l'hypothèse que le gradient hydrostatique serait la conséquence des flux d'eau engendrés localement par les processus de charge et de décharge en saccharose au niveau des zones « sources » et « puits ». Il s'agirait donc d'un **gradient hydrostatique d'origine osmotique**.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

b) Le modèle de Münch

➤ Le protocole et le résultat

La modélisation de cette hypothèse ou **modèle de Münch** est présentée sur la figure 3.23. Deux flacons A et B sont reliés par un tube T_1 et munis à leur base d'une paroi hémiperméable (uniquement perméable à l'eau). Chacun est assimilable à un osmomètre. À contient une solution aqueuse de saccharose à 10 % et du rouge Congo, un colorant peu diffusible ; B est rempli d'eau pure. À et B sont plongés dans deux béchers A' et B' hermétiques et communicants (tube T_2) contenant également de l'eau pure. Un courant de masse ou de convection est observé, matérialisé par le colorant. Il prend fin au bout d'un certain temps. Comment expliquer ce flux ?

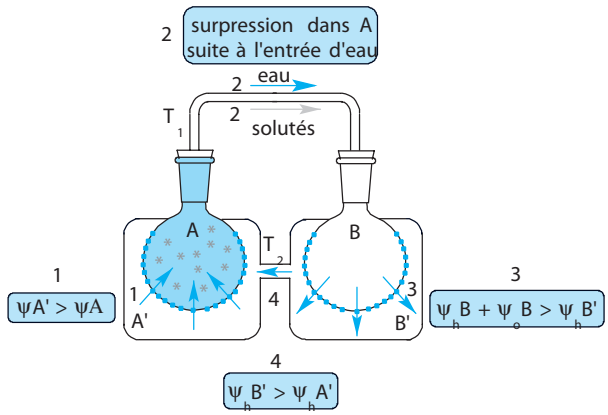


Figure 3.23 Modèle de Münch.

Les cercles pleins bleus soulignent l'hémiperméabilité de la paroi des flacons. Les flèches indiquent la convection. Les cartouches bleu clair repérés par un numéro de 1 à 4 indiquent les causes du flux. Les abréviations et les explications complètes figurent dans le texte.

➤ L'explication dynamique du flux

- de A' vers A. Au début de l'expérience, le potentiel hydrique Ψ de B, A' et B' est nul. Par contre celui de A est négatif. Comme $\Psi_{A'}$ est supérieur à Ψ_A, de l'eau diffuse de A' vers A.
- de A vers B. La rigidité des parois des divers contenants permet une augmentation de pression hydrostatique dans A. Cette surpression explique en partie le flux de solvant et solutés (convection) $A \rightarrow T_1 \rightarrow B$. Encore faut-il que de l'eau sorte de B vers B'.
- de B vers B'. Deux forces antagonistes sont progressivement mises en jeu. Le flux d'eau de A vers B augmente en premier lieu le potentiel hydrostatique de ce dernier d'une valeur $\Delta\Psi_h B$, accroissant donc le potentiel hydrique de B. Mais l'arrivée de solutés en B avec le courant de masse diminue le potentiel osmotique $\Psi_o B$ d'une valeur $\Delta\Psi_o B$. Le potentiel hydrique de B diminue d'autant. Or, comme au début $|\Delta\Psi_o B| < |\Delta\Psi_h B|$, la résultante de ces deux forces opposées tend à faire sortir de l'eau de B vers B'.
- de B' vers A'. Enfin, le départ d'eau de A' tend à diminuer le potentiel hydrostatique de A'. Inversement l'arrivée d'eau en B' provoque l'augmentation de son potentiel hydrostatique. Cela explique le mouvement convectif de B' vers A'.

Par la suite, la concentration de la solution de saccharose en A diminue progressivement alors qu'elle augmente en B. Le gradient entre ces deux compartiments s'atténue puis s'annule ; cela explique l'arrêt du flux.

Ce modèle est-il applicable à la plante ?

➤ Application du modèle à la plante

Le tableau 3.5 et la figure 3.22 consignent les analogies entre le modèle et la plante.

TABLEAU 3.5 APPLICATION DU MODÈLE DE MÜNCH À LA PLANTE.

Secteurs du modèle	Parties analogues de la plante
A′	Cellules conductrices du xylème des organes sources
Paroi hémiperméable de A	Cellules parenchymateuses connectant le xylème et le phloème
A	Tubes criblés des organes sources
T_1	Succession de tubes criblés bout à bout dans la tige
B	Tubes criblés des organes puits
Paroi hémiperméable de B	Cellules parenchymateuses connectant le phloème et le xylème
B′	Cellules conductrices du xylème des organes puits
T_2	Succession des éléments de vaisseaux ou des trachéides bout à bout dans la tige

c) Origine du gradient de pression hydrostatique entre organes « sources » et organes « puits »

Au niveau des organes « sources », la charge du phloème entraîne une diminution du potentiel osmotique des tubes criblés. S'en suit une diminution du potentiel hydrique à l'origine d'un appel d'eau en provenance du xylème via les cellules parenchymateuses phloémiennes et xylémiennes connectées par des ponctuations (voie apoplasmique). La pression hydrostatique des tubes criblés augmente alors. La figure 3.24 résume cette succession de faits.

Au niveau des organes « puits », on assiste aux processus inverses (figure 3.24). La décharge des solutés de la sève élaborée dans les cellules destinatrices entraîne une augmentation de son potentiel osmotique (il devient moins négatif) et par là même de son potentiel hydrique. De l'eau est cédée à des compartiments dont le potentiel hydrique est plus faible, à savoir les cellules destinatrices et les cellules conductrices du xylème (dans les faisceaux cribro-vasculaires, phloème et xylème sont adjacents). La pression hydrostatique de la sève élaborée diminue.

En définitive, ce sont les processus locaux de charge et de décharge au niveau des sources et des puits qui sont à l'origine d'une différence de pression hydrostatique laquelle constitue le moteur de la circulation générale de sève élaborée et impose son sens.

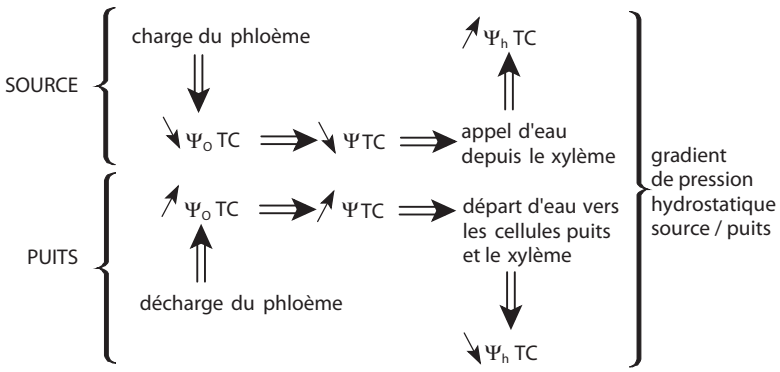


Figure 3.24 Origine du gradient de pression hydrostatique entre organes « sources » et organes « puits ».

Il nous reste à expliquer plus en détail la décharge des composants de la sève élaborée au niveau des organes « puits ».

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

3.4.5 La décharge du phloème

Deux processus sont impliqués selon la nature du puits.

a) La décharge dans un puits de consommation

Ce processus concerne l'alimentation de la majorité des cellules non autotrophes du végétal dont les zones en croissance. La connexion entre les tubes criblés et les cellules destinatrices se fait par **voie symplasmique continue** soit par simple diffusion des constituants de la sève élaborée. Le gradient est entretenu par l'utilisation permanente de ces nutriments par les cellules méristématiques et il ne peut y avoir de phénomène de concentration (les cellules méristématiques ne disposent pas de réserves). Ce processus est **passif**, contrairement au suivant.

b) La décharge dans un puits de stockage

Voir « mise en réserve et tubérisation », chapitre 4, § 4.1.4

Dans ce cas qui repose par contre sur une **voie symplasmique discontinue**, il y a possibilité d'accumuler diverses substances dans les organes de réserves (tubercules, rhizomes, bulbes), les graines ou les fruits. Le modèle interprétatif proposé est analogue à celui impliqué dans la charge du phloème, mais de sens opposé. La voie symplasmique est interrompue entre le complexe phloémien et les cellules de stockage (figure 3.22). Des protons sont exsorbés activement par les ATPases – pompes à H^+ du plasmalemme des cellules de stockage (transport actif primaire). Le gradient protonique est alors réinvesti dans un symport qui prend en charge le saccharose qui a diffusé dans l'apoplasme au niveau d'uniports (figure 3.22) et le transporte contre son gradient de concentration dans la cellule qui l'accumule (parenchyme du tubercule de betterave sucrière par exemple).

Quant à l'eau, si elle ne sert pas à la croissance, elle retourne dans les vaisseaux voisins par suite du relèvement du potentiel hydrique phloémien lié au départ du saccharose.

Au final, ce qui est original dans la circulation de la sève élaborée, c'est qu'elle se réalise **contre le gradient de potentiel hydrique** comme le montrent les données du tableau 3.6 ; seul compte à grande distance le gradient de potentiel hydrostatique.

Tableau 3.6 Concentration en saccharose et composantes du potentiel hydrique de la sève élaborée au niveau d'une zone « source » et d'une zone « puits ».

Paramètres	Zone « source »	Zone « puits »
Concentration en saccharose (mmol.L^{-1})	335	155
Potentiel osmotique Ψ_o en MPa	–1	–0.4
Potentiel hydrostatique Ψ_h en MPa	0.6	0.2
Potentiel hydrique Ψ en MPa	–0.4	–0.2

Et ce gradient physique, s'il doit son origine à des processus actifs au niveau charge et parfois de décharge, ne consomme que peu d'énergie biochimique ; en conséquence l'abaissement de la température ne ralentit que faiblement la circulation tout comme l'application de divers inhibiteurs de la respiration. Le coût du flux de sève élaborée est donc modeste pour le végétal.

Soulignons enfin que le sens et la vitesse de circulation sont imposés par les zones « puits ». Ainsi la feuille se comporte en puits lorsqu'elle est jeune puis en source au stade adulte. Lors de sa sénescence, il n'y a pas retour à un état de puits car les membranes plasmiques des tubes criblés conservent leur activité polarisée de charge du saccharose. Le statut de source ou de puits n'est donc pas immuable. Les organes de réserve en constituent un autre exemple. Ils sont d'abord des organes puits avant de devenir des organes sources lorsqu'ils délivrent les substances qu'ils ont stockées au préalable.

Conclusion

La figure de synthèse résume la circulation des sèves au sein d'un végétal et le flux hydrique qui le traverse. Elle met l'accent sur l'architecture des conduits d'une part, sur les moteurs de la circulation (diffusion ou convection) d'autre part. Les connexions entre les deux types de sèves sont visualisées.

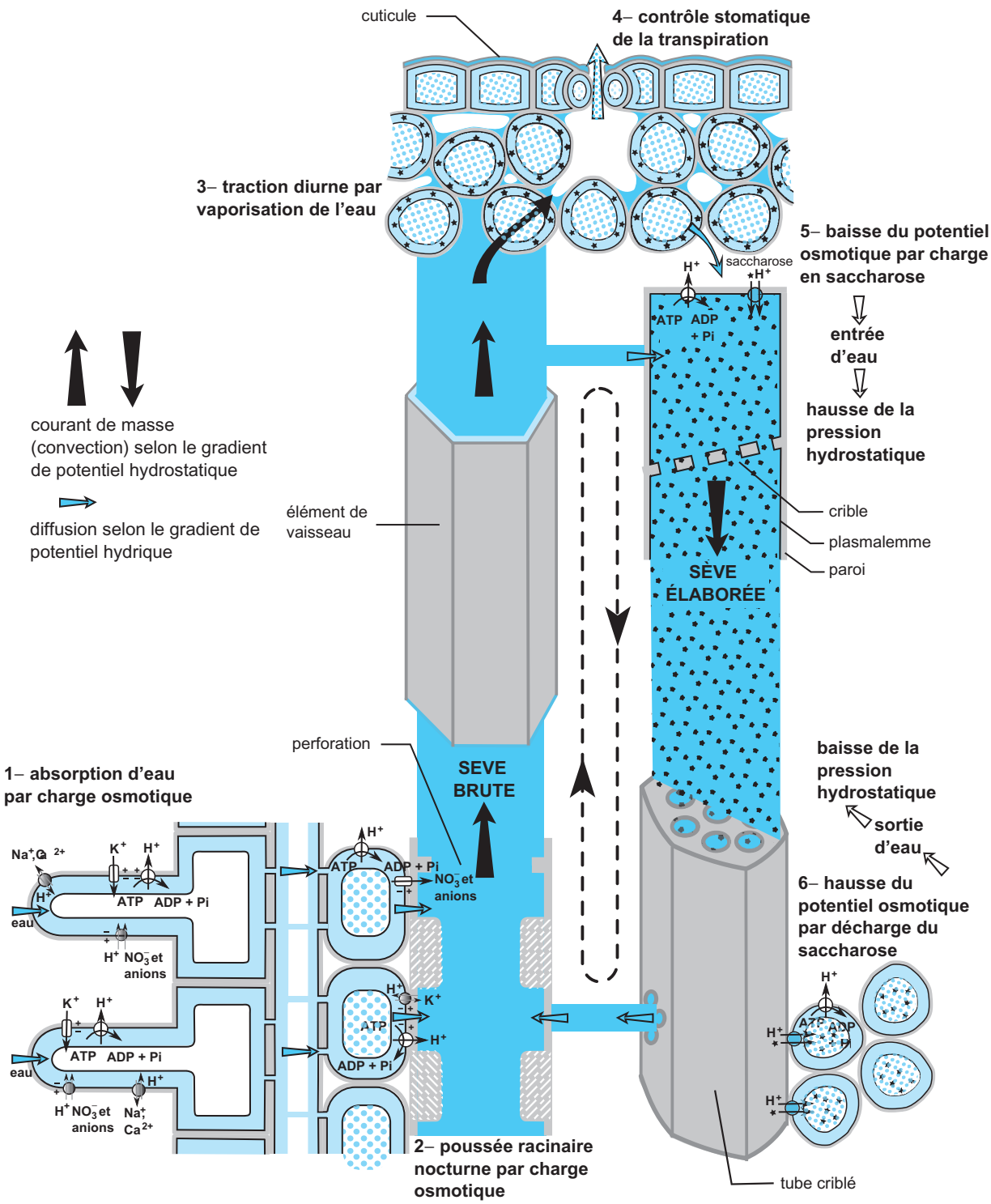


Figure de synthèse Les sèves : mécanismes de formation et de circulation.

Les sèves des trachéophytes peuvent être comparées au milieu intérieur des métazoaires. Dans les deux cas, ces compartiments liquidiens circulants assurent à la fois les fonctions de nutrition (apport de matière et d'énergie, élimination éventuelle de déchets) et de communication avec des possibilités d'ajustement aux besoins de l'organisme et aux conditions du milieu. Les moteurs et les conduits de cette circulation sont pourtant bien différents. Dans le cas des embryophytes, la circulation s'opère au sein de cellules dont le contenu a plus ou moins disparu et les moteurs sont pour partie physiques ; les pressions développées y sont considérables, tant négatives que positives, car elles doivent répondre tout à la fois à la grande taille des organismes et au faible calibre des conduits. Dans le second cas, celui des métazoaires, les conduits délimitent des espaces extracellulaires et sont pour partie de plus gros calibre, élastiques de surcroît ce qui limite la surpression ; la circulation s'y déroule sous pression positive pour l'essentiel grâce à une pompe refoulante, le cœur, et les valeurs atteintes sont beaucoup plus faibles que celles mesurées chez les plantes. D'ailleurs les tailles maximales des organismes métazoaires sont en général inférieures à celles des plus grandes trachéophytes.
Cependant, dans les deux cas, ces corrélations concourent à l'unité de l'organisme : la vie de chaque cellule est intégrée à physiologie de l'organisme. C'est ainsi que les parties autotrophes (feuilles voire tiges herbacées) et hétérotrophes (racines et tiges ligneuses, fleurs et graines) de la plante se complètent en terme de nutrition et de communication ce qui assure un fonctionnement harmonieux de l'organisme dans son environnement. Pour exemple, nous allons voir dans le chapitre 4 que la composition de la sève brute des plantes n'est pas figée mais qu'elle évolue au fil des saisons, en particulier lors de la période hivernale, où elle contribue à la survie du végétal.

RÉVISER

L'essentiel

La plante en tant qu'organisme autotrophe puise dans son milieu les éléments minéraux qui lui permettent de se développer. L'atmosphère fournit le CO_2 mais les autres substances (eau et ions) proviennent du sol. La racine, par sa zone pilifère ou par le biais de mycorhizes, est la zone d'absorption hydrominérale. La polarisation de la membrane des poils absorbants créée par les pompes protoniques membranaires est à l'origine de transports actifs secondaires et de transports passifs qui font pénétrer les ions dans les cellules de la racine. Ceux-ci suivent deux voies, la voie apoplasmique et la voie symplasmique, mais, au niveau de l'endoderme, le cadre de Caspary interrompt le premier transit et impose le second jusqu'au xylème. Le passage dans les éléments conducteurs utilise toujours la polarisation des membranes plasmiques des cellules du parenchyme xylémien et le même type de transports passifs et actifs secondaires : les ions sont ainsi sécrétés dans le xylème. Cette circulation d'ions est responsable de potentiels hydriques décroissants du sol aux vaisseaux : l'eau pénètre en conséquence passivement jusqu'au xylème. Les aquaporines accélèrent sa circulation au niveau des membranes plasmiques à franchir (rhizoderme et parenchyme xylémien au minimum). Cet apport incessant d'eau et d'ions au niveau du xylème racinaire est responsable de la poussée racinaire qui met en mouvement la sève brute la nuit. Les cellules conductrices du xylème, par leur caractère de cellules mortes, leurs parois longitudinales hydrophobes et renforcées, leurs parois transversales ponctuées ou perforées et leur diamètre notable, offrent de nombreux atouts à la circulation. Mais le moteur essentiel de la montée de la sève brute dans la journée est la transpiration foliaire provoquée par l'absorption de l'énergie solaire. Elle est responsable de la traction de la colonne d'eau et permet une bonne alimentation des parties aériennes même

Mots-clés

- acide abscissique
- aquaporine
- canal ionique
- cellule de transfert
- complexe phloémien
- courant de masse
- crible
- diffusion
- embolie
- humidité relative
- loi de Poiseuille
- macro-éléments
- ménisque
- mycorhize
- oligo-éléments
- perforation
- pompe protonique
- ponctuation
- potentiel hydrique
- potentiel hydrostatique
- potentiel matriciel
- potentiel osmotique
- rhizoderme
- sève brute
- sève élaborée
- stomate
- transpiration cuticulaire
- transpiration foliaire
- tube criblé

RÉVISER

L'essentiel (suite)

pour les végétaux les plus hauts. Elle repose sur les propriétés de tension et de cohésion des molécules d'eau ainsi que sur la rigidité et le caractère mort des cellules du xylème. La sève brute y circule sous pression négative ce qui peut occasionner des ruptures du continuum hydrique ou embolies lorsque la traction est trop forte. La vaporisation de l'eau se déroule au sein du parenchyme lacuneux, au niveau des méats et des parois microporeuses où se situent les ménisques d'eau qui soutiennent la colonne de sève brute ; elle concerne plus de 90 % de l'eau absorbée. Les stomates sont les zones d'où s'échappe le flux de vapeur et par où la plante échange avec l'atmosphère pour la réalisation de la photosynthèse (entrée de CO_2 et sortie d'O_2). Le contrôle de leur ouverture est sous la dépendance de la turgescence des cellules stomatiques. Cette turgescence est induite par la lumière bleue et dépend également de la photosynthèse. Leur fermeture au contraire résulte de la plasmolyse des cellules de garde contrôlée en particulier par une phytohormone, l'acide abscissique. La sève élaborée distribue de son côté dans l'organisme les photosynthétats en circulant au sein des tubes criblés du phloème. Un symport avec H^+ permet de concentrer le saccharose dans les cellules compagnes des tubes criblés. Là encore l'eau suit par osmose ce qui génère une surpression hydrostatique à l'origine d'une convection des zones « sources » vers les « zones puits » où se déroule le phénomène inverse. Dans les organes accumulant des réserves, le saccharose est concentré par un transport actif secondaire et l'eau retourne au xylème.

Attention

- Sachez utiliser la loi de Poiseuille
- Retenez que l'eau ne se déplace que dans le sens des potentiels hydriques décroissants à courte distance car il s'agit alors de diffusion, et dans le sens des potentiels hydrostatiques décroissants à grande distance c'est-à-dire par convection ou courant de masse.
- Sachez établir les relations entre la structure des cellules conductrices (ainsi que leurs cellules associées) et leur fonction

Mots-clés (suite)

- vaisseau
- voie symplasmique
- voie apoplasmique
- zone pilifère
- zone « source »
- zone « puits »

S'ENTRAÎNER

Vrai/faux

	Vrai	Faux
1. Il existe des canaux à eau dans les membranes des cellules de racines.	❑	❑
2. L'endoderme empêche la racine d'être envahie par la solution du sol.	❑	❑
3. La sève brute est toujours exempte de sucre.	❑	❑
4. On trouve des phytohormones dans la sève élaborée.	❑	❑
5. L'ouverture des stomates ne dépend que de la lumière.	❑	❑

Questions de synthèse

De la solution du sol à la sève brute.
Les sèves et la vie de la plante.
Le fonctionnement des stomates.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Analyse de documents

Exercice 3.1 : Une feuille de *Cucurbita pepo* est mise, sans être séparée de la plante, dans une enceinte où le carbone du CO_2 atmosphérique est radioactif. L'expérience dure deux heures. Par la suite, on réalise l'autoradiographie de feuilles de cette plante, feuilles qui étaient en atmosphère normale (figure 3.25). Quatre feuilles d'âges différents sont choisies.

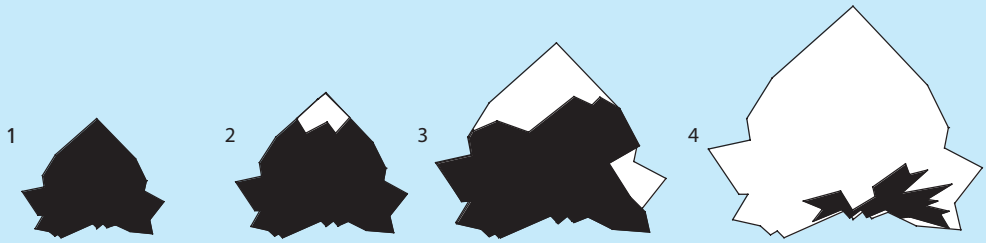


Figure 3.25 Autoradiographies de feuilles d'âges différents.
En noir, les zones contenant du carbone radioactif. De 1 à 4, les âges des feuilles sont croissants.

1. Rappelez le principe de l'autoradiographie.
2. Analysez les résultats présentés. Faites, en particulier le lien avec la feuille mise en enceinte.
3. Concluez sur l'évolution de la capacité d'une feuille à réaliser la photosynthèse au cours de sa vie.

Exercice 3.2 : L'absorption du phosphore a été étudiée chez de jeunes pieds de laitue (*Lactuca sativa*). Ces plantes sont cultivées sur un sol stérilisé, inoculé ou non par un champignon (*Glomus mosseae*).
La figure 3.26 présente les variations des teneurs en phosphate intracellulaire des racines de plantes témoins et de plantes infectées par le champignon, en fonction de l'apport en phosphates « solubles » (superphosphates). La figure 3.27 présente une autre expérience où l'apport en phosphates « solubles » a été associé à une fourniture variable d'engrais azotés. L'expérimentateur mesure, dans ce cas, la masse de matière sèche par plante infectée.
1. Après lecture des résultats de la figure 3.26, commentez ceux-ci.
2. Analysez les résultats de la figure 3.27.

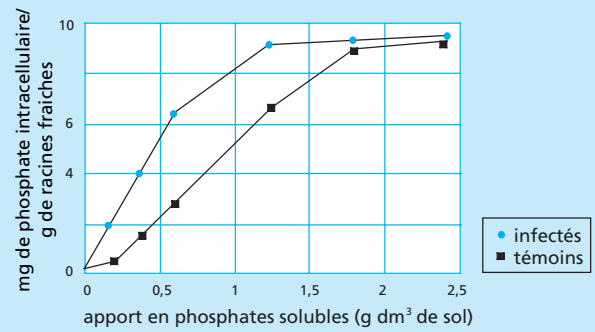


Figure 3.26 Teneurs en phosphate de plants de laitue en fonction des apports.

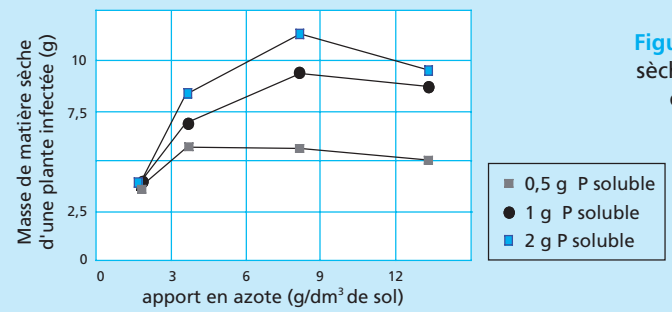


Figure 3.27 Masse de matière sèche en fonction de l'apport en azote et phosphate.

Adaptation du développement des angiospermes au rythme saisonnier

CHAPITRE 4

Plan

4.1 Appareil végétatif et passage de la mauvaise saison
4.2 Physiologie de la plante l'hiver
4.3 Germination des semences

Introduction

En climat tempéré, il existe une alternance de **saisons** selon un rythme annuel.
Le printemps et l'été sont caractérisés par des paramètres abiotiques (température, photopériode, luminosité) propices à une croissance forte du végétal, assurée par l'absorption hydrominérale, la transpiration, la circulation des sèves (chapitre 3) et la photosynthèse. Ils constituent deux saisons favorables au développement des angiospermes. En automne et en hiver les paramètres climatiques (température, photopériode, faible intensité lumineuse et faible disponibilité en eau) limitent le métabolisme au seul entretien des structures cellulaires. C'est une période défavorable à la croissance qui est alors faible ou nulle. On parle du « repos hivernal » par opposition à la période végétative. La fixité des végétaux les contraint à supporter ces conditions ambiantes.

- Quels sont les structures et les processus physiologiques qui permettent de résister à la période hivernale ?
- Comment s'effectue la reprise d'une végétation active au printemps ?

Nous verrons d'abord comment l'appareil végétatif s'adapte à la situation hivernale par des dispositifs structuraux et physiologiques (notion de vie latente). Puis nous aborderons la reprise de la vie active à travers l'exemple de la germination des graines.

Voir *Biologie 1re année*, « La photosynthèse », chapitre 6

4.1 APPAREIL VÉGÉTATIF ET PASSAGE DE LA MAUVAISE SAISON

4.1.1 Annuelles, bisannuelles et vivaces

Le cycle de développement d'une angiosperme sera étudié au chapitre suivant. On peut dès à présent dire qu'il s'agit du passage de la graine à la graine de la génération suivante. La durée d'un cycle varie de une à plusieurs années et, en conséquence, la forme (ou les formes) sous laquelle la plante va passer l'hiver diffère selon les angiospermes.

a) Plantes annuelles

Le cycle de développement de la graine à la graine de la génération suivante s'effectue en moins d'un an. Le virage floral, c'est-à-dire la formation des fleurs par les méristèmes caulinaires, survient quand l'appareil végétatif est réduit ; il est rapidement suivi par l'épanouissement des fleurs, la formation des graines et des fruits puis la plante meurt. Les formes de survie de ces plantes sont des semences sèches : **graines** et fruits secs indéhiscents comme les akènes, samares et caryopses. La mercuriale annuelle (*Mercurialis annua*) ou les céréales de printemps sont des exemples de plantes annuelles. Les semences sèches sont la forme de passage de l'hiver pour ces plantes qui donnent une génération par an (figure 4.1).

Voir TP12 § 12.3.2c

Dans certains cas, comme les céréales d'hiver ou le coquelicot (*Papaver rhoeas*), les graines germent à l'automne et passent l'hiver à l'état de plantule. La floraison et la fructification se déroulent l'année suivante (printemps, été) mais la germination survient avant l'hiver. Le cycle empiète sur deux années mais il n'y a qu'une phase de croissance suspendue (sans accumulation de réserves) pendant l'hiver et qu'une génération annuelle (même si elle est décalée par rapport à l'année civile). Ces plantes sont qualifiées d'« annuelles d'hiver ».

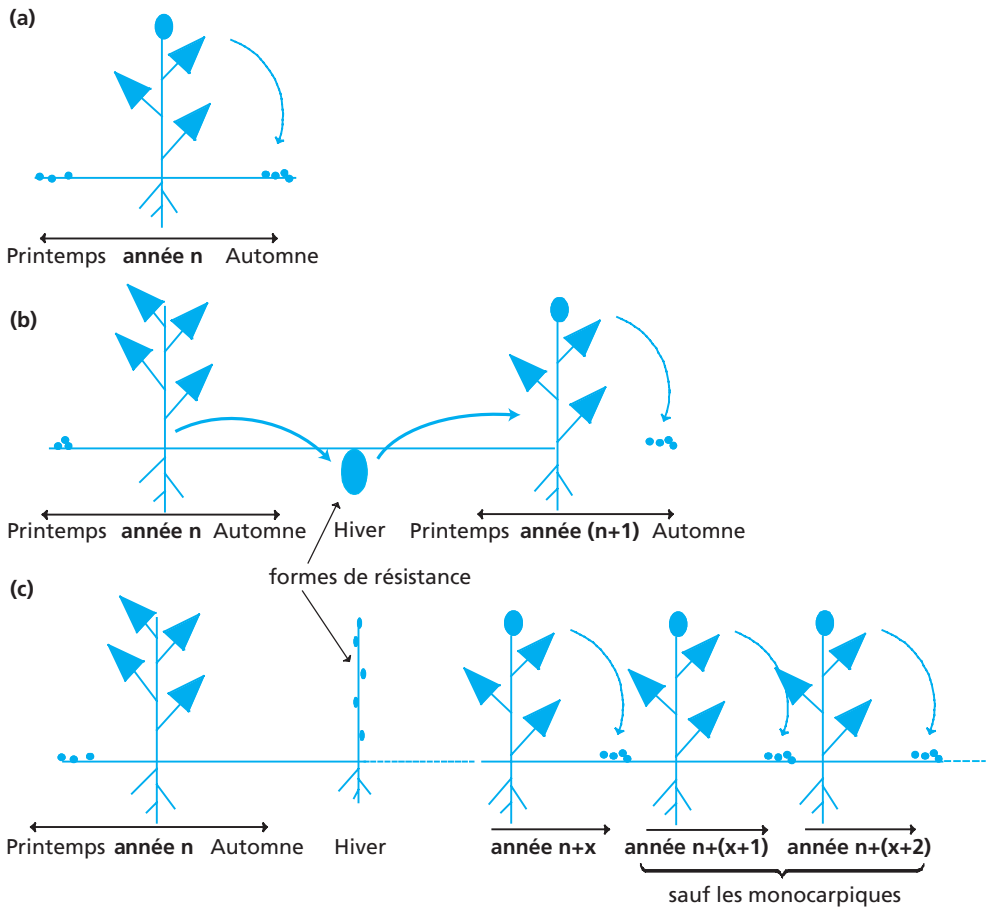


Figure 4.1 Plantes annuelles **(a)**, bisannuelles **(b)** et vivaces **(c)**.

b) Plantes bisannuelles

L'oignon est un exemple de plante bisannuelle. La première année la graine germe au printemps mais la plante ne fleurit pas. Avant l'hiver, l'appareil végétatif accumule des réserves souterraines (bulbe). Pendant l'hiver, l'appareil aérien disparaît presque en totalité et seules les parties souterraines survivent. Au printemps de la deuxième année, l'utilisation des réserves permet la montaison (allongement des entre-nœuds des tiges aériennes) puis la floraison. La plante meurt après la fructification. Les semences germent au printemps de la troisième année.
Chez ces plantes, il existe donc deux périodes de croissance nettement séparées par une période de repos hivernal (figure 4.2). La floraison et la fructification nécessitent le passage de la période froide hivernale (c'est ce que l'on appelle la vernalisation). Chez les bisannuelles, il y a une génération tous les deux ans et elles passent l'hiver soit sous forme de semences sèches, soit sous forme de **bulbes** (oignons), de **tubercules** (racinaires chez la carotte, hypocotylaires pour le céléri-rave) ou de **rhizomes** (giroflée).

c) Plantes vivaces

Les plantes vivaces sont dites aussi pluriannuelles. Elles sont en effet caractérisées par un appareil végétatif pérennant sur plusieurs années avec une phase de croissance chaque année. Après un délai plus ou moins long après la germination, plusieurs dizaines d'années pour certaines, elles fleurissent et refleuriront chaque année jusqu'à leur mort (quelques plantes ne fleurissent qu'une fois dans leur vie comme l'agave : on les qualifie de monocarpiques) (figure 4.1).

➤ Vivaces à appareil aérien pérennant

Il s'agit d'espèces ligneuses (arbres, arbustes). L'appareil aérien reste présent en grande partie durant l'hiver. Les tissus protecteurs superficiels, suber et rhytidome, isolent l'organisme de l'extérieur et les organes les plus fragiles, les feuilles, sont éliminés. Au sein des bourgeons écailleux enduits de propolis, la tige embryonnaire est protégée par la bourre. Cette double protection évite un abaissement brutal de température dans les structures hydratées et donc la formation de cristaux de glace.

➤ Vivaces à appareil souterrain pérennant

Les parties aériennes meurent à l'approche de la mauvaise saison mais l'appareil souterrain subsiste. On retrouve les mêmes types d'organes pour le passage de l'hiver que chez les bisannuelles :

- des vivaces à bulbe comme la tulipe ou le lis ;
- des vivaces à tubercule comme le dahlia ou la pivoine ;
- des vivaces à rhizome comme le sceau-de-Salomon ou l'iris.

4.1.2 Types biologiques et protection contre les mauvaises conditions

a) Définition des types biologiques

Raunkiaer a initialement défini les types biologiques en combinant les contraintes majeures de l'environnement. La méthode s'appuie principalement sur l'adaptation de la plante à la mauvaise saison et met l'accent sur la position des bourgeons hivernants par rapport à la surface du sol, en s'efforçant de classer ensemble les plantes de formes semblables (figure 4.2). Étant Suédois, il s'est basé sur le fait que l'hiver, une couche protectrice de 25 cm de neige est présente au sol ce qui va permettre de distinguer les deux premiers types biologiques.

➤ Phanérophytes

Les bourgeons écailleux aériens sont situés en hauteur (plus de 25 cm de la surface du sol) protégés par leur bourre et pérule (par exemple arbres, arbustes, lianes comme le lierre). Ils doivent résister au froid les plus vifs.

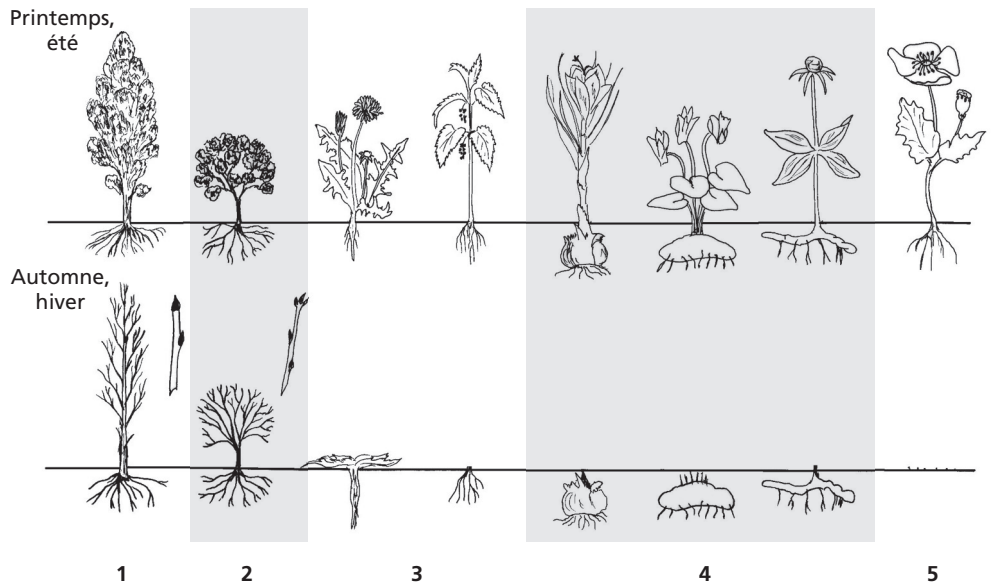


Figure 4.2 Les types biologiques *(d'après C. Raunkiaer)*.

1 Phanérophytes (arbres et arbustes) ; **2** Chaméphytes (thym, bruyère) ; **3** Hémicryptophytes (plantain, ortie, saponaire) ; **4** Cryptophytes ou géophytes (tulipe, oignon, pomme de terre, sceau de Salomon) ; **5** Thérophytes (coquelicot).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ Chaméphytes

Les bourgeons écailleux aériens sont ici situés à moins de 25 cm de la surface du sol protégés par leur bourre et pérule mais aussi protégés par la position basse (éventuellement sous la neige) et le port ramassé en boule du végétal (ex : bruyère, myrtille).

➤ Hémicryptophytes

Les bourgeons sont ici situés à la surface du sol, protégés par la litière, la terre et la neige. On y trouve les plantes à rosette c'est-à-dire avec des feuilles au ras du sol comme le plantain ou le pissenlit, mais aussi des plantes sans rosette comme l'ortie.

➤ Cryptophytes ou géophytes

Les bourgeons sont enfouis dans le sol. Ce sont les plantes à bulbes, tubercules et rhizomes. On y range aussi les hélophytes (plantes de vase comme le roseau) et les hydrophytes (plantes aquatiques comme le nénuphar).

➤ Thérophytes (plantes annuelles)

Elles passent l'hiver uniquement à l'état de semence sèche dormante (mort de l'appareil végétatif). Si l'on doit considérer qu'il existe un bourgeon, il faut le voir dans la gemmule de l'embryon. La protection est assurée par les enveloppes séminales et la déshydratation.

ENCART 4.1

Plantes ligneuses, plantes herbacées

Les plantes ligneuses conservent un appareil végétatif aérien l'hiver : ce sont donc soit des phanérophytes, soit des chaméphytes. À l'inverse les plantes herbacées perdent leur appareil végétatif aérien l'hiver, hormis une éventuelle rosette de feuilles plaquée au ras du sol : ce sont donc des hémicryptophytes, des cryptophytes ou des thérophytes. Les plantes ligneuses n'ont donc pas à édifier un appareil aérien complet au printemps, ce qui leur confère un avantage dans la compétition pour la lumière. On les trouve effectivement dans les strates arbustive ou arborescente alors que les plantes herbacées se situent dans la strate herbacée. En général, dans les forêts et les landes, les herbacées ne peuvent bénéficier de la pleine lumière : physiologiquement, ce sont des plantes d'ombre. Il existe cependant des exceptions pour les plantes de lisière ou de clairière ainsi que pour les plantes précoces dites « vernales » qui bouclent leur cycle avant la mise à feuille des ligneuses. Par contre dans les formations de type prairie, les herbacées ne subissent pas la concurrence des ligneuses et profitent d'un maximum d'éclairement : physiologiquement, ce sont alors des plantes de lumière.

Une conséquence de la stratégie ligneuse est le fonctionnement des assises secondaires qui assurent la croissance en épaisseur. L'assise libéro-ligneuse produit de nouveaux tissus conducteurs chaque saison, mettant ainsi à disposition du végétal des cellules conductrices de sèves fonctionnelles quels que soient les aléas de la saison précédente (embolie, attaque parasitaire…). L'arrêt hivernal de fonctionnement du cambium est responsable des cernes visibles sur les coupes transversales où l'on voit aussi que le bois de printemps est plus riche en vaisseaux que le bois d'été. L'assise subéro-phellodermique met en place un tissu protecteur (suber) et un parenchyme secondaire (phelloderme).

Une autre conséquence, facultative toutefois, est la perte des feuilles à l'approche de l'hiver (§ 4.1.3), moyen d'anticiper les mauvaises conditions à venir. Dans le même temps, la plante forme des bourgeons écailleux capables de résister au froid. La mise en réserve par contre est commune aux deux types de plantes, ligneuses ou herbacées, pour les structures hivernantes (§ 4.1.4).

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 13, § 13.1.3 et TP13, § 13.2.3

b) Protéger les structures hivernantes

Pour les phanérophytes et les chaméphytes, l'appareil aérien ne disparaît pas. Des protections thermiques se différencient. Le **périderme**, ensemble des tissus secondaires formés par l'assise subéro-phellodermique, protège tiges et rameaux. C'est plus précisément le rôle du suber (liège) qui est formé de cellules mortes remplies d'air dont la paroi est imprégnée de subérine.

Le suber forme ainsi une couche protectrice, un écran thermique qui peut devenir épais en formant le rhytidome.

Les bourgeons dans ces types biologiques sont de type écailleux. Les écailles sont revêtues d'une cuticule épaisse et étroitement appliquées les unes contre les autres. Un enduit résineux peut assurer l'imperméabilité (ex. : marronnier) : la propolis. Enfin les écailles internes possèdent un revêtement pileux, la **bourre**, qui emprisonne l'air et constitue une protection thermique.

Voir *Biologie 1re année*, TP12

Dans les autres types biologiques, la position dans le sol est déjà une protection et là aussi on va trouver un périderme autour des racines, des tubercules et des rhizomes. Des tuniques protectrices enveloppent les bulbes comme l'oignon. Enfin chez les annuelles, il y a disparition de l'appareil végétatif et c'est la graine contenant la génération suivante, qui subit l'hiver. La plantule y est protégée au cœur des réserves, des téguments et du péricarpe du fruit.

Ainsi les plantes mettent en place des structures aptes à résister à l'hiver comme les bourgeons écailleux, les tubercules, les bulbes, les rhizomes et les graines.

4.1.3 Abscission des feuilles

Comme on l'a vu au paragraphe précédent, l'hiver, la plante développe une structure particulière de résistance. Pour les phanérophytes et chaméphytes, c'est le bourgeon écailleux. Tiges et rameaux sont protégés par le périderme mais les feuilles sont des organes fragiles et sans périderme. La mort et la chute des feuilles, anticipant les mauvaises conditions, sont une adaptation nette à l'hiver.

a) Photopériode

On peut observer que près d'un éclairage public les feuilles des arbres tombent plus tard. La durée d'éclairement influence donc la chute des feuilles. On appelle **photopériode** la durée de la phase éclairée sur 24 h (encart 4.2). La photopériode augmente à partir du solstice d'hiver (le 21 décembre) et décroît à partir du solstice d'été (le 21 juin). La photopériode décroissante de l'automne déclenche donc la chute des feuilles ; le capteur serait le phytochrome (§ 4.3.3). C'est un phénomène de **sénescence** c'est-à-dire un vieillissement lié à l'activation d'un programme génétique.

ENCART 4.2

La lumière et ses effets sur les angiospermes

La lumière est une source d'énergie que la plante utilise au cours de la photosynthèse. Mais dans le programme de 1re année l'influence de la lumière sur la croissance orientée a aussi été vu : le phototropisme. Dans ce cas, les énergies impliquées sont très inférieures à celles de la photosynthèse et c'est la direction de la source de lumière qui est le stimulus : de l'aspect quantitatif, on passe à un aspect qualitatif. Il en va de même avec la photopériode où c'est la durée de la phase éclairée (héméropériode) ou de la phase sombre (nyctipériode) qui compte pendant le nycthémère (un cycle jour-nuit). La longueur d'onde est une autre « qualité » de la lumière : le rouge (§ 4.3.3a) ou le bleu (§ 3.3) influencent le fonctionnement de la plante. La lumière agit dans ces cas en tant que stimulus.

Voir *Biologie 1re année*, « La photosynthèse », chapitre 6

Voir *Biologie 1re année*, « Le phototropisme », chapitre 13, § 13.3.2

Toutes ces propriétés de la lumière sont perçues grâce à des molécules que l'on appelle **pigments**. Chlorophylles, caroténoïdes, phytochromes, phototropines sont autant d'exemples de pigments. Ils ont un point commun : un chromophore qui, grâce à des doubles liaisons, transforme le signal lumineux en une modification de la répartition d'un ou de plusieurs électrons. C'est le point de départ de la réaction biologique. Les pigments peuvent aussi être responsables de la coloration de la plante : le vert de la chlorophylle, le rouge dû aux caroténoïdes, le jaune des anthocyanes. La couleur est un signal pour les pollinisateurs et les organismes frugivores. En général, il s'agit d'animaux qui vont se nourrir d'une partie de la plante. Ce peut être de simples « herbivores » mais la couleur peut avoir un rôle vexillaire (de signalisation) ce qui est à l'origine de l'entomogamie et de la zoochorie dans le cas des fruits charnus).

Voir chapitre 5 et TP12

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

b) Aspects histologiques

Le pétiole présente quelques couches cellulaires formant un disque de cellules à parois minces : la **zone d'abscission** (figure 4.3a). Un grandissement cellulaire apparaît, associé à une synthèse de cellulases et de polygalacturonases. La destruction des parois par ces enzymes (les cellules deviennent des protoplastes) fait que la feuille n'est plus tenue que par les éléments lignifiés du xylème (couche séparatrice). La rupture se fait au moindre coup de vent. Les cellules bordant la zone d'abscission (couche subéreuse) produisent de la subérine cicatrisant ainsi la « plaie » (figure 4.3b), elles forment le liège cicatriciel.

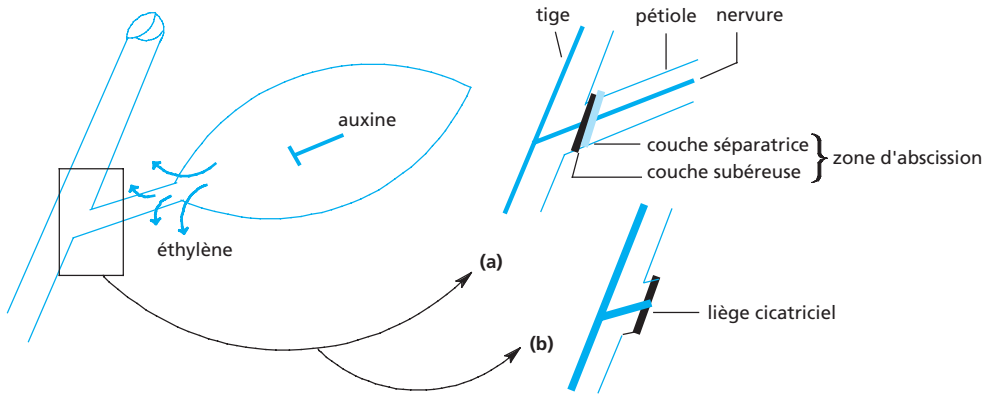


Figure 4.3 Zone d'abscission et chute des feuilles.

c) Intervention de phytohormones

En pulvérisant de l'**auxine** sur les feuilles, on retarde la sénescence repérable par la perte de la chlorophylle et le développement des caroténoïdes (ce qui est à l'origine des couleurs d'automne). En pulvérisant de l'**éthylène**, on accélère au contraire ce phénomène. L'auxine inhibe la production d'éthylène pendant la période végétative mais quand son gradient de répartition change dans la feuille, la synthèse d'éthylène intervient et entraine la chute des feuilles. Cependant des mutants ETR1-1 (mutants sans récepteurs à l'éthylène) finissent quand même par perdre leurs feuilles mais plus tardivement : ceci montre que cette molécule ne fait qu'accélérer le processus. L'action d'une autre molécule, l'acide abscissique sur ces mutants provoque la disparition de la chlorophylle malgré leur insensibilité à l'éthylène. L'acide abscissique (ABA) induirait la sénescence et son action serait complétée par l'éthylène.

La plante récupère les molécules présentes dans la feuille lors du processus de sénescence sauf le calcium qui s'accumule dans les feuilles. Ce recyclage est un gain d'énergie pour la plante. L'abcission est une adaptation à l'hiver en ce sens qu'elle évite d'exposer aux rigueurs hivernales un organe fragile, dépourvu de protection. La conséquence est le ralentissement de la circulation des sèves dont le seul moteur devient la poussée racinaire.

En climat méditerranéen ou tropical sec, la mauvaise saison est la saison sèche. Il y a d'ailleurs un parallélisme avec l'hiver en climat tempéré car ce dernier est une période sèche pour le végétal, l'eau étant physiologiquement indisponible, et la réponse du végétal est la même dans les deux cas : la chute des feuilles.

4.1.4 Mise en réserve et tubérisation

a) Accumulation de réserves

Comme on l'a vu au § 4.1.1, l'hiver, les végétaux accumulent des réserves dans certains tissus ou organes. Tubercules, rhizomes ou bulbes en sont des exemples mais c'est aussi le cas des graines chez les annuelles ou du bois (aubier) chez les espèces arborescentes. Ces réserves permettent le passage de l'hiver et le redémarrage au printemps. On appelle **tubérisation** cette

accumulation de réserves. La tubérisation se caractérise par l'accroissement des cellules qui accumulent des réserves : l'inuline (polymère de fructose) chez le topinambour, saccharose de la betterave, ces deux derniers stockés dans la vacuole alors que l'amidon de la pomme de terre est stocké dans les amyloplastes. Les réserves lipidiques de certaines graines se présentent sous forme de globules hyaloplasmiques riches en triglycérides.

b) Facteurs contrôlant la mise en réserve

La **photopériode**, et plus précisément la longueur de la nuit, est le facteur déterminant dans le déclenchement de la mise en réserve. Là encore, le phytochrome intervient comme photorécepteur et module la quantité d'une phytohormone : l'acide gibbérellique. La température intervient aussi : on a montré que 17 °C de moyenne journalière est l'optimum pour la formation du tubercule qui se développe encore mieux si les températures sont basses la nuit.
La mise en réserve est une forme d'anticipation de l'arrivée de l'hiver et de l'impossibilité dans laquelle va se trouver la plante de réaliser la photosynthèse (figure 4.4).

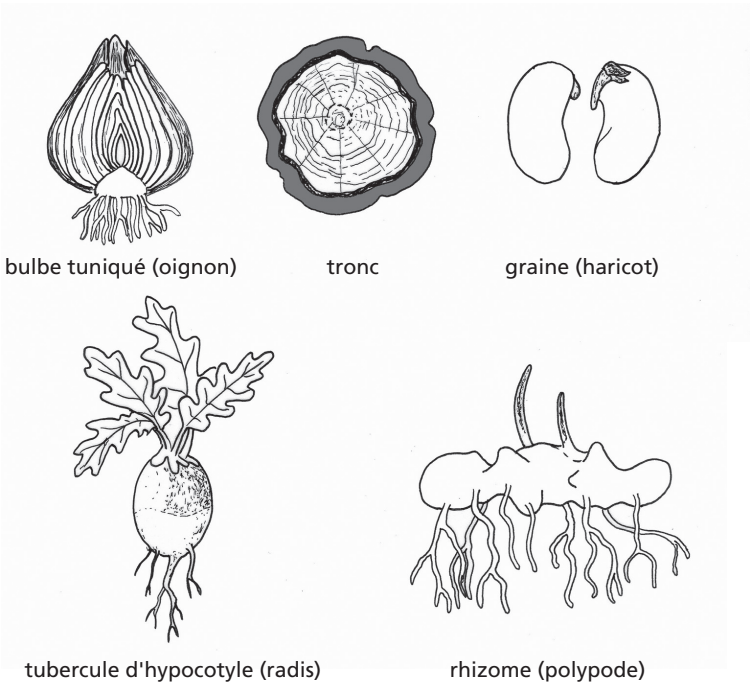


Figure 4.4 Les organes de réserves.
Selon le type biologique, les végétaux accumulent des réserves dans des organes différents pour vivre l'hiver et permettre la mise en place de l'appareil photosynthétique au printemps.

4.2 PHYSIOLOGIE DE LA PLANTE L'HIVER

L'hiver, les plantes terrestres semblent figées. Elles sont en **vie latente,** état physiologique normal et réversible qui se caractérise par une réduction temporaire de toute activité.

4.2.1 Vie latente et résistance cellulaire à la période hivernale

Comme on l'a vu au § 4.1.2, la structure hivernante est déjà protégée par des dispositifs où les cellules sont mortes (écailles de bourgeons, suber…) mais les cellules vivantes présentent en plus des adaptations aux conditions défavorables au développement.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

a) Manifestations de la vie latente

Les manifestations vitales sont très réduites. La respiration et le dégagement de chaleur sont infimes et les échanges nutritifs sont nuls : il n'y a ni synthèse, ni croissance. Les activités métaboliques sont presque imperceptibles, limitées au maintien des structures cellulaires. Les cellules sont bloquées au stade G1 du cycle cellulaire. Ceci n'est pas dû qu'aux températures basses : c'est aussi la conséquence de l'activation d'un programme génétique de résistance. Cet état est réversible et se nomme : vie latente.

b) Adaptations cellulaires

Une des caractéristiques de l'hiver est la faible disponibilité de l'eau. Il y a bien sûr la situation de gel où l'eau est physiquement figée mais, même si les températures sont faiblement positives, le potentiel hydrique du sol est abaissé et la fluidité de la membrane plasmique est très réduite, limitant l'activité des systèmes de transport, ce qui la rend peu apte aux échanges. On est en situation de **sécheresse physiologique** car l'eau peut être présente mais elle est inaccessible au végétal.

De plus le gel risque d'endommager les cellules. Il débute dans la paroi ce qui préserve la cellule mais, comme il conduit à l'abaissement du potentiel hydrique de l'apoplasme, il entraîne la sortie d'eau hors du cytoplasme et donc la plasmolyse ; et lors du réchauffement, si l'augmentation du volume cellulaire est trop rapide, la membrane plasmique peut être dégradée. Lorsque le gel s'étend à l'intérieur de la cellule, celle-ci est en général mécaniquement endommagée sauf si elle possède des protéines antigels (AFP pour *Antifreeze proteins*) qui réduisent la vitesse de croissance des cristaux de glace en interagissant avec eux.

Comme pour la chute des feuilles, le végétal anticipe l'arrivée de l'hiver (et les problèmes associés que l'on vient de citer) par une série de modifications que l'on appelle **endurcissement** ou **acclimatation au froid**. L'acclimatation au froid se réalise par la modification de l'expression de nombreux gènes et les chercheurs ont montré l'implication de l'acide abscissique dans ce phénomène. La résistance au gel est d'autant plus remarquable et l'acclimatation d'autant plus rapide que les plants sont originaires de contrées où les hivers sont très rigoureux comme le montre la figure 4.5.

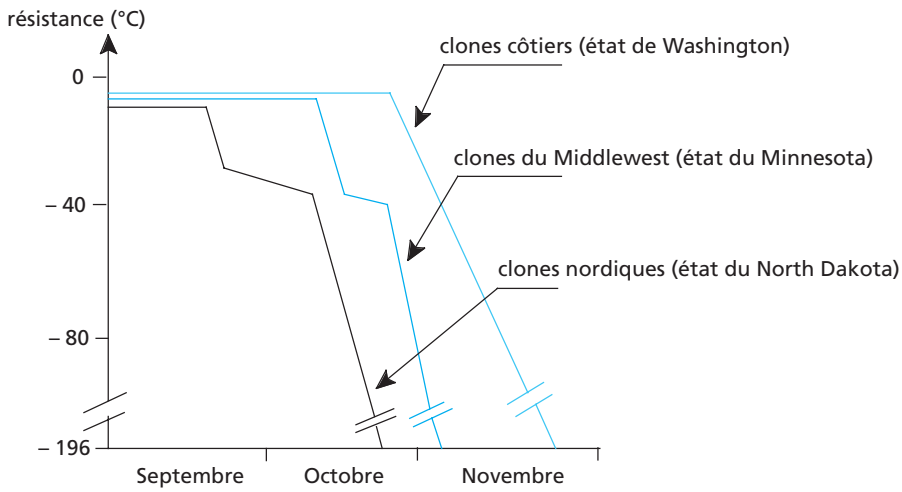


Figure 4.5 Évolution de la résistance au gel pendant l'automne (chez *Cornus stolonifera*) en fonction de l'origine géographique.

Pour comprendre cette acclimatation, la figure 4.6 présente l'évolution du potentiel hydrique d'un bourgeon au cours de l'année.

Dès la fin de l'automne, le potentiel hydrique diminue très fortement (c'est le terme « potentiel osmotique » qui décroît dans ce cas), passant de – 1 MPa à – 3 MPa dans cet exemple, pour se

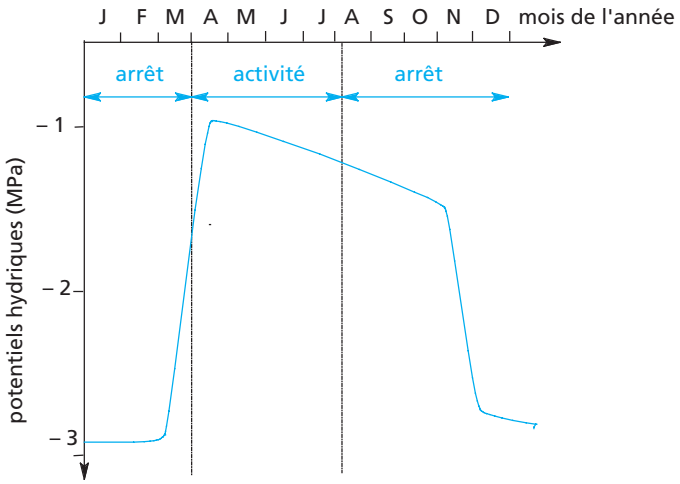


Figure 4.6 Potentiel hydrique d'un bourgeon de frêne au cours de l'année.

maintenir à cette valeur durant tout l'hiver, rendant alors très difficile la congélation de l'eau. Cette baisse est très fréquente dans les organes hivernants à l'exception des rhizomes et des tubercules qui bénéficient pour leur part de la protection thermique du sol. Elle résulte soit de la déshydratation comme dans les graines dont la teneur en eau est souvent inférieure à 15 % (il existe toutefois des contre-exemples : le gland du chêne est très peu déshydraté), soit de l'accumulation de molécules solubles comme les oses, la bétaïne, la proline, de protéines comme les déhydrines ou de composés phénoliques qui ont valeur de **molécules antigels**.

Par ailleurs la teneur en **acides gras insaturés** de la membrane plasmique est augmentée grâce à l'activité d'enzymes désaturantes ce qui préserve une certaine fluidité membranaire à basse température.

Ainsi les cellules vitales, celles des méristèmes ou de la plantule, sont protégées pendant cette période défavorable et seront aptes à reprendre une activité normale au sortir de l'hiver. Le métabolisme cellulaire est réduit au minimum ce qui permet à la plante de résister aux conditions défavorables pendant un temps long.

4.2.2 Dormance des semences et des bourgeons

Voir chapitre 5, § 5.2.7 et encart TP12.1

Par semence, on désigne à la fois les graines proprement dites et les akènes, fruits secs indéhiscents (par exemple chez les astéracées) dont les caryopses de poacées. Ces semences sont issues de la reproduction sexuée. Il existe aussi des semences végétatives comme les tubercules de pomme de terre qui possèdent alors leurs propres bourgeons.

a) Quiescence et dormance

Un gland de chêne sessile mis en terre en fin d'été germe mais sa croissance s'arrête lorsque les conditions abiotiques deviennent défavorables et elle reprend au printemps suivant grâce au seul retour des conditions climatiques favorables. Dans ce cas, la vie latente est imposée par les conditions du milieu ; elle relève donc de causes extrinsèques à la semence (ou au bourgeon) qui est dite **quiescente**. Pour preuve le simple retour à des conditions extérieures favorables (température clémente, eau libre, bonne luminosité…) permet la reprise de la vie active.

À l'inverse un gland de chêne rouge ne germe pas lorsqu'il tombe au sol ; il doit être conservé au moins 3 mois entre – 3 °C et + 3 °C ou 2 mois au froid humide pour germer. Lorsque les conditions extérieures favorables ne sont pas suffisantes pour la germination ou le débourrement des bourgeons, on parle alors de **dormance**. C'est une inaptitude interne à germer : la vie latente est due ici à des causes intrinsèques. Le retour à la vie active nécessite diverses transformations internes à l'origine de la levée de dormance.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

b) Origine des dormances

L'impossibilité de germer pour les graines peut être due aux téguments ou à l'embryon lui-même.

➤ Dormance des semences d'origine tégumentaire

Pour un certain nombre d'espèces, des semences placées dans des conditions favorables de température et d'humidité ne germent pas. Par contre, si elles sont décortiquées (si leur(s) tégument(s) est (sont) enlevé(s)), la germination a lieu. Elle est donc entravée par la présence du tégument : on parle d'inhibition tégumentaire.

L'imperméabilité des téguments à l'eau (fabacées) ou à l'oxygène (le pommier) empêche l'apport à l'embryon de ces deux éléments indispensables à la germination. La fragilisation des téguments pendant l'hiver sous l'effet de l'alternance gel/dégel, de la sécheresse, de l'action de l'eau et/ou de la microflore du sol permet la levée de la dormance. L'hiver a le même effet dans les cas où les téguments présentent une résistance mécanique (la capselle) ou bien contiennent des inhibiteurs chimiques comme la coumarine (chez la flouve). Et pour certaines graines, il faut le passage dans le tube digestif d'animaux voire même l'action d'un feu de forêt pour lever la dormance !

➤ Dormance des semences d'origine embryonnaire

Pour d'autres semences, placées dans des conditions favorables, la décortication ne permet pas la germination. L'inaptitude au développement est donc inhérente à l'embryon. Dans un certain nombre de cas, l'action prolongée du froid humide sur l'embryon est nécessaire pour rendre possible la germination. On parle alors de dormance **psychrolabile** comme chez les arbres fruitiers (rosacées). D'autres dormances sont levées par l'action de la lumière (§ 4.3) ; on les qualifie de **photolabiles** (laitue). On a mis également en évidence le fait que la présence de nitrates dans le milieu permettait de lever la dormance : des mutants d'*Arabidopsis* qui accumulent les nitrates (ils sont déficients en nitrate réductase) n'ont pas de dormance. Citons enfin le cas particulier des orchidées dont l'embryon n'a pas achevé son développement lors de la dissémination des graines : il est sous forme d'un pro embryon. Colonisé par un mycélium, il achève son développement et devient apte à germer.

➤ Dormance des bourgeons

Il faut distinguer pour les bourgeons la dormance au sens strict de la dominance apicale. En effet, le bourgeon terminal exerce souvent une inhibition sur les bourgeons axillaires les plus proches : en sectionnant le bourgeon terminal, le(s) bourgeon(s) axillaire(s) situé(s) près de la section se développe(nt) ce que l'horticulteur ou le jardinier favorise fréquemment en pratiquant la taille des arbustes. Puis, la saison avançant, c'est la feuille qui maintient l'inhibition (figure 4.7). Enfin, le bourgeon entre en dormance et ce en dehors de l'influence des organes voisins. Cette dernière phase est souvent le fait de la photopériode décroissante de la fin de l'été ou de températures estivales élevées (érable). Elle peut être aussi autonome c'est-à-dire liée à la maturité de la pousse ; lorsque le rameau a développé un certain nombre d'entre-nœuds, les bourgeons deviennent spontanément dormants.

La dormance est souvent psychrolabile : une période prolongée de froid permet de la lever.

➤ Conclusion

Le rôle adaptatif de la dormance est clair : maintenir en repos végétatif les semences et les bourgeons en anticipant ainsi l'arrivée de conditions extérieures défavorables au développement de structures fragiles que sont les plantules et les apex caulinaires. Cela permet aussi d'éviter les démarrages intempestifs lors d'un redoux hivernal.

c) Balance acide abscissique/gibbérellines

Des graines de mutants d'*Arabidopsis,* déficients en **acide abscissique** (ABA) et nommées « aba1 », germent dès qu'elles sont mises en présence d'eau alors que les graines du type sauvage ne germent qu'en deux semaines (figure 4.8).

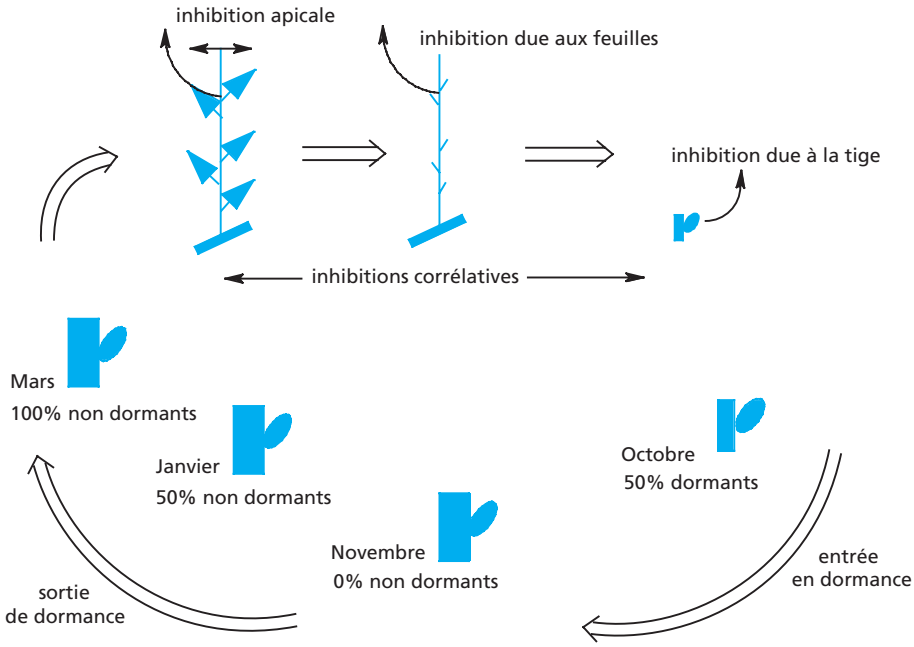


Figure 4.7 Évolution annuelle de la dormance des bourgeons.

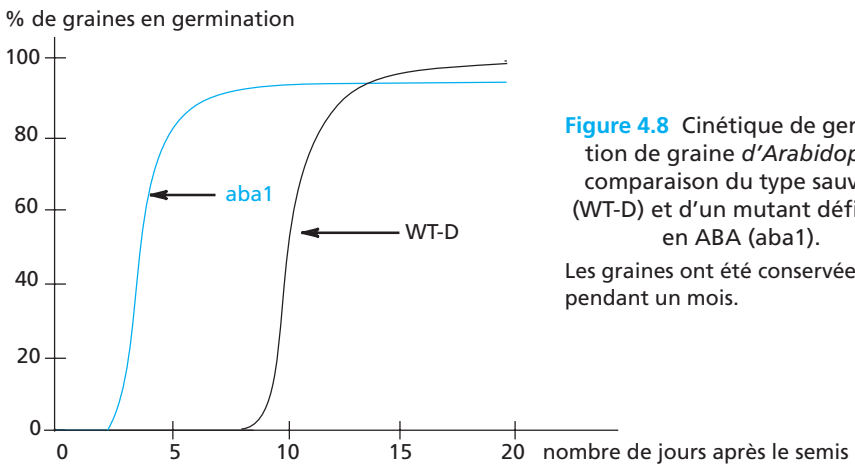


Figure 4.8 Cinétique de germination de graine *d'Arabidopsis* : comparaison du type sauvage (WT-D) et d'un mutant déficient en ABA (aba1).

Les graines ont été conservées à sec pendant un mois.

Les mutants en ABA se révèlent non dormants. L'ABA apparaît ainsi comme contrôlant la dormance des semences.

Mais l'ABA n'agit pas seul : une autre phytohormone, **l'acide gibbérellique** (GA) intervient. En effet, des mutants déficients en GA ne peuvent germer. Sur ces mutants, des expériences de mutagenèse ont été effectuées et les graines produites par les plantes ayant subi ce traitement, mises à germer. Certaines se sont révélées capables de germer (des révertants) : ce sont des mutants dans la synthèse d'ABA (donc des doubles mutants !). Ainsi des graines non soumises à l'ABA n'ont pas non plus besoin de GA pour germer : c'est davantage le rapport ABA/GA (la balance hormonale, figure 4.9) qui est importante dans la dormance, plutôt que la quantité d'une phytohormone. L'ABA réprimerait l'expression de gènes induit par GA.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Voir chapitre 3, § 3.3.2b

L'ABA s'accumule aussi dans les bourgeons dormants. L'ABA apparaît ainsi comme une hormone de détresse, intervenant aussi bien en cas de stress hydrique que dans la préparation du passage de la mauvaise saison sous l'effet de signaux environnementaux.

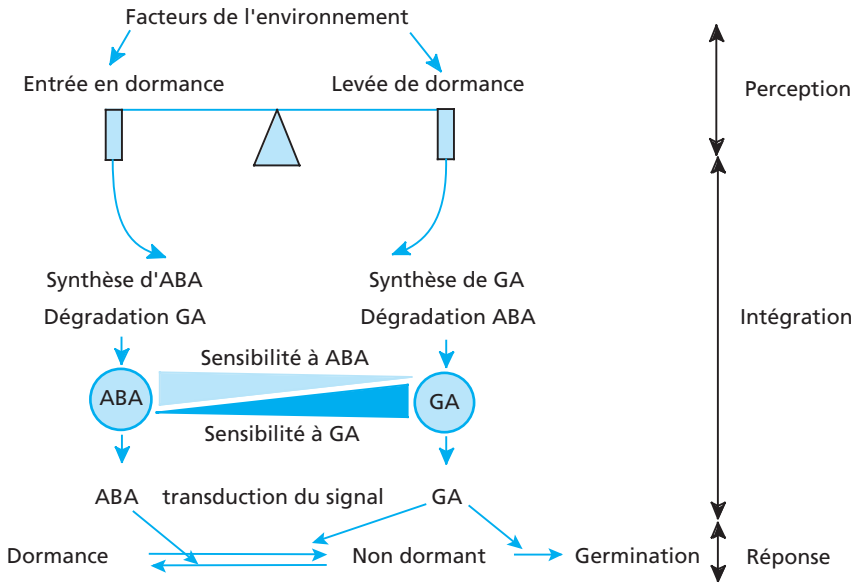


Figure 4.9 Balance hormonale ABA/GA et passage de l'hiver.

4.3 GERMINATION DES SEMENCES

Voir TP12

La dormance étant levée, les semences sont quiescentes et si les conditions extérieures le permettent, la graine va germer.

4.3.1 Retour à la vie active

Expérimentalement, pour faire germer une graine non dormante, il suffit de la mettre à la température de 20 °C et en présence d'eau (figure 4.10). Au bout de deux ou trois jours, la radicule perce la graine. Paradoxalement, pour le physiologiste, c'est le signe de la fin de la germination : ce n'est plus, à partir de ce stade, qu'un phénomène de croissance. La **germination** c'est-à-dire la reprise de la vie active est terminée lorsque la radicule perce la graine.

Comme le montre la figure 4.10, deux phénomènes invisibles mais mesurables signalent la germination. D'abord une intense absorption d'eau qui permet la **réhydratation** des tissus et se traduit par le gonflement de la graine : c'est surtout l'embryon qui absorbe l'eau (phase I qui dure de 6 à 12 h). Par exemple pour le haricot, l'embryon absorbe 1 200 % de son poids sec alors que les cotylédons absorbent 200 % de leur poids sec. Parallèlement, **l'activité respiratoire**, mesurée par la consommation d'oxygène, augmente témoignant de la reprise du métabolisme. Puis les paramètres précédents se stabilisent mais les téguments se rompent et la radicule sort (phase II). L'hydratation de la phase I a pour résultat d'augmenter la pression qu'exerce la pointe de la radicule sur les téguments. Lorsque la résistance des téguments devient inférieure à la pression de la radicule alors ils cèdent et la radicule apparaît hors de la graine. L'acide gibbérellique (et les brassinostéroïdes) favorise ce phénomène en particulier en activant l'action d'hydrolases sur les téguments ; l'acide abscissique l'inhibe. C'est au sens strict la fin de la germination. Enfin il y a une nouvelle augmentation de l'absorption d'eau (phase III) et une nouvelle augmentation de l'activité respiratoire : c'est la phase de croissance concernant d'abord la radicule puis la tigelle, les tissus de réserve eux régressent. Le tout ne dure que quelques jours.

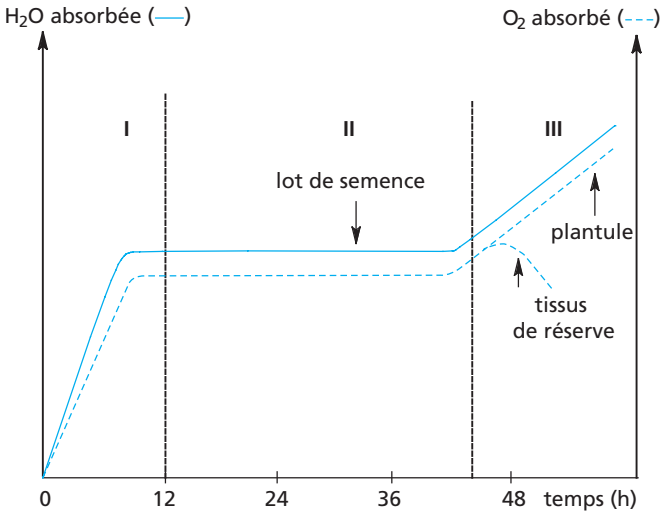


Figure 4.10 Les phases de la germination.
La durée des phénomènes et leur intensité dépendent du matériel végétal. *(D'après R. Heller, R. Esnault, C. Lance, « Physiologie végétale, 2. développement », Dunod, 2000)*

Une graine non dormante nécessite donc de l'oxygène, de l'eau et une température convenable pour enclencher les processus de germination.

4.3.2 Gibbérellines et mobilisation des réserves

a) Sources d'énergie

La germination et la croissance qui suit sont bien sûr des processus endergoniques : elles nécessitent beaucoup d'énergie. La première condition est un apport d'oxygène suffisant à l'embryon. La deuxième condition est le retour à un potentiel hydrique normal c'est-à-dire moins bas ce qui est possible par la réhydratation. Enfin, l'embryon va utiliser les réserves comme source d'énergie (catabolisme) et comme matériel pour ses synthèses (anabolisme). Cela se poursuivra jusqu'à épuisement de celles-ci et surtout jusqu'à ce que la plantule puisse réaliser la photosynthèse c'est-à-dire être autotrophe pour le carbone. Pour étudier la mobilisation des réserves, la couche à aleurone des caryopses de poacées a servi de modèle. Riche en protéines, elle délivre, entre autres, une enzyme, l'α-amylase (une endoamylase) qui va permettre d'exploiter l'amidon du cotylédon, ce qui libère du glucose pour l'embryon.

Voir figure TP12.15

b) Synthèse d'α-amylase

On compare l'intensité respiratoire (IR) d'un lot témoin de grains d'orge hydratés à celle de lots diversement traités (figure 4.11).

On peut conclure de ces expériences que l'augmentation de l'IR est d'abord le fait de l'embryon (courbes 1 et 3). L'embryon est ensuite nécessaire à l'utilisation des réserves (comparaison courbes 1 et 4). Ces dernières sont utilisées grâce l'acide gibbérellique synthétisé par l'embryon (GA, courbe 2) qui est l'une des phytohormones (encart 4.3). Celle-ci diffuse jusqu'à la couche à aleurone où l'on note la synthèse d'α-amylase en réponse à la GA : d'abord une synthèse de l'ARN_m puis de la protéine.

La figure 4.12 présente les résultats d'une expérience sur les séquences régulatrices du gène de l'α-amylase.

La piste C est le témoin qui permet de donner la taille de ces séquences : de l'ordre de 500 pb. Celles-ci sont digérées par l'exonucléase (piste B) mais en présence de protéines induites par GA, 80 pb sont protégées (piste A). Une protéine se fixe donc sur l'ADN et le protège ainsi, dans cette expérience, de la digestion. On a pu montrer qu'il s'agit d'un facteur de transcription nommé MYB. Il est transcrit en réponse au signal GA et active ensuite le gène de l'α-amylase.

La séquence des événements de la germination est résumée sur la figure 4.13.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

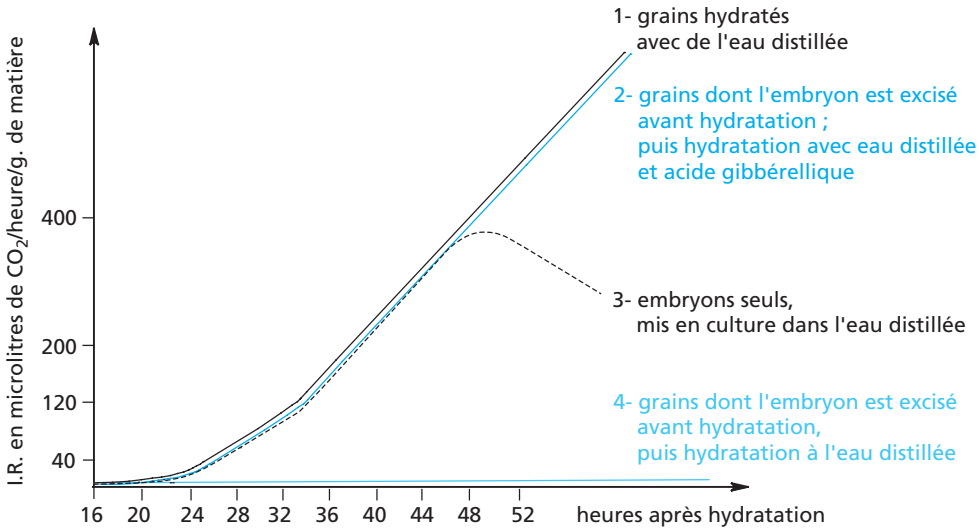


Figure 4.11 Variations de l'intensité respiratoire (IR) en fonction du temps sur des lots de grains d'orge.

Embryon excisé signifie que le grain n'en comporte plus ; embryon seul signifie que l'on a ôté l'albumen.

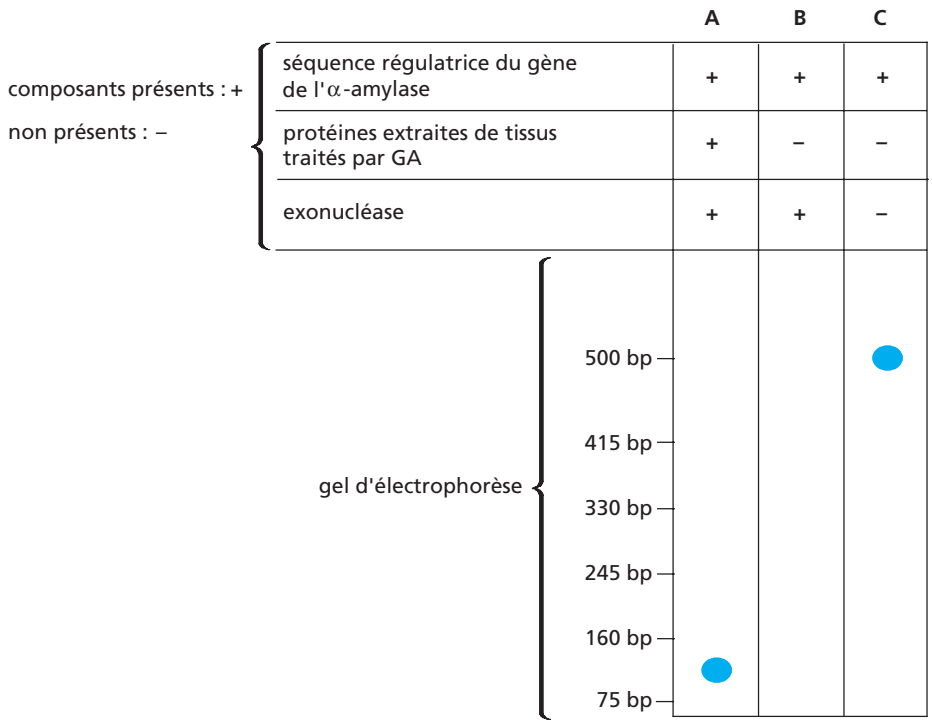


Figure 4.12 Électrophorèse des séquences régulatrices du gène de l'α-amylase.

Les séquences étudiées sont incubées avec des exonucléases et des protéines extraites de cellules traitées par GA.

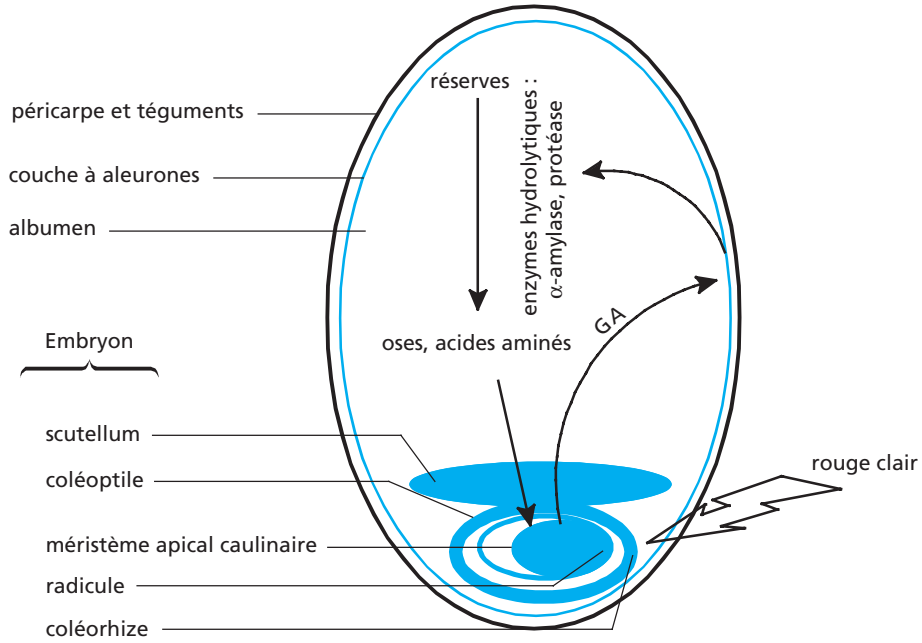


Figure 4.13 Schéma bilan de la mobilisation des réserves.
Ce schéma montre à la fois des corrélations trophiques et informatives au sein d'un végétal.

ENCART 4.3

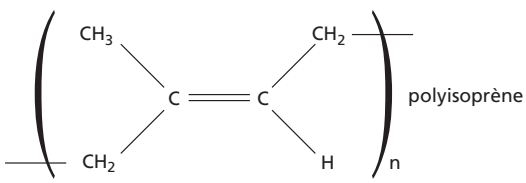
Les phytohormones

Vous avez déjà étudié une phytohormone, l'auxine dans le programme de 1re année. Dans ce chapitre, de nouvelles phytohormones sont citées : l'éthylène, les gibbérellines, les cytokinines et l'acide abscissique.

Les hormones ont été historiquement définies chez les animaux (chapitre 10). Chez les angiospermes, les processus de croissance et de développement sont aussi contrôlés par des substances agissant à faible dose et en des lieux différents de leur production. Mais, à la différence du cas des animaux, ces substances n'ont pas un lieu de production précis ; il n'y a pas non plus un système unique de transport comme le sang pour les animaux ni d'effets spécifiques : ils influencent plusieurs fonctions. C'est pourquoi on les qualifie, pour les distinguer du cas animal, de phytohormones, d'hormones végétales ou de régulateurs (ou substances) de croissance.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 13

L'éthylène, C_2H_4, est gazeux et synthétisé à partir de la méthionine. L'auxine est synthétisée à partir de l'acide aminé tryptophane. Les cytokinines dérivent de l'isoprène par ajout d'une adénine. On retrouve cette molécule d'isoprène dans la composition des gibbérellines et de l'acide abscissique. On parle alors de dérivés terpéniques c'est-à-dire de petits polymères (respectivement à 20 carbones et 15 carbones) dont le motif de base est la molécule d'isoprène (5 carbones). La voie des terpènes est utilisée pour la synthèse de nombreux autres composés végétaux comme les caroténoïdes, des résines, le caoutchouc et aussi le menthol :



© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

L'auxine doit son nom à son rôle dans l'auxèse. Les gibbérellines ont été extraites d'un ascomycète parasite du riz, *Gibberella fujikuroi*, qui provoque le gigantisme de son hôte. L'acide abscissique a été mis en évidence au cours d'études sur l'abscission du fruit de cotonnier mais elle est importante dans la dormance. Étymologiquement, cytokinine signifie séparation (division) de la cellule, ce qui est son rôle principal. Quant à l'éthylène, elle est déterminante dans la maturation des fruits.

Le mode d'action de l'auxine a été abordé à propos des tropismes. Les cellules présentent des récepteurs aux phytohormones soit de types histidine – kinase pour l'éthylène et les cytokinines, soit associés à des protéines G pour l'ABA et GA. L'activité cellulaire est modifiée suite à la liaison de la phytohormone sur son récepteur par activation de molécules cytoplasmiques et/ou en passant dans le noyau, inhibant ou activant ainsi des gènes cibles.

Depuis, d'autres phytohormones ont été mises en évidence comme l'acide salycilique et les oligosaccharides intervenant dans la défense de l'organisme ou les brassinostéroïdes intervenant elles dans la germination.

4.3.3 Photomorphogenèse et phytochrome

Ce qui précède n'explique pas pourquoi la GA est synthétisée par l'embryon au début de la germination. Quel(s) lien(s) existe(nt) entre les facteurs externes et l'activation du métabolisme ?

a) Lumière et germination des semences

Des semences ou des plantes qui poussent à l'obscurité prennent un aspect particulier : les entre-nœuds sont anormalement longs, la plante est décolorée c'est-à-dire très peu chlorophyllienne, les feuilles sont réduites. C'est le phénomène de l'**étiolement**. La plante peut reprendre un aspect normal avec le retour de la lumière. Dans l'étiolement, la lumière n'agit pas par son énergie car de petits flashs suffisent à induire le passage de la plantule étiolée à la plantule normale. La lumière agit ici comme un stimulus contrôlant la **photomorphogenèse**, terme désignant le contrôle par la lumière de la croissance de l'appareil végétatif. Le phototropisme en est un exemple.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 13 § 13.3.2

Des études sur la germination des graines de laitue montrent que la levée de dormance est stimulée par la lumière mais quand on analyse l'impact des différentes longueurs d'onde, deux d'entre elles se distinguent : le rouge clair (RC) et le rouge sombre (RS) (figure 4.14).

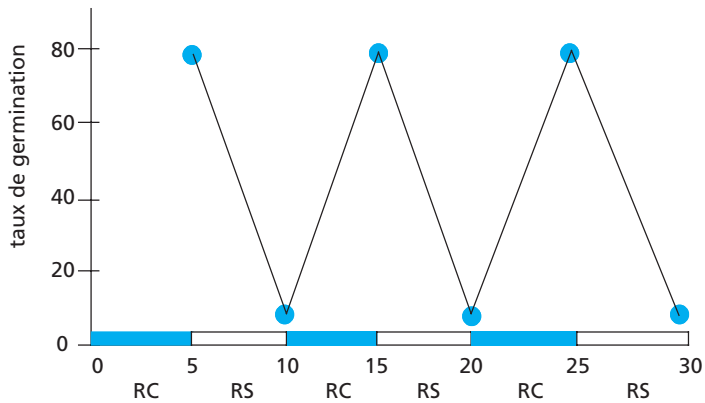


Figure 4.14 Taux de germination de semences de laitue illuminées alternativement par le rouge clair (RC) et le rouge sombre (RS).

On avait déjà remarqué une opposition d'effet de ces deux longueurs d'onde dans la floraison de certaines plantes. La figure 4.14 montre que le RC lève la dormance et le RS induit la dormance. De plus le RS appliqué après le RC annule la levée de dormance et inversement : leurs effets sont réversibles. Les chercheurs ont alors fait l'hypothèse (1952) d'une molécule unique mais présentant deux formes : ils l'ont appelée **phytochrome**.

b) Phytochrome et signal lumière

Le phytochrome a été isolé. La forme sensible au RC a été nommée P_r et la forme sensible au RS, P_{fr}. Le spectre d'absorption du phytochrome est présenté sur la figure 4.15.

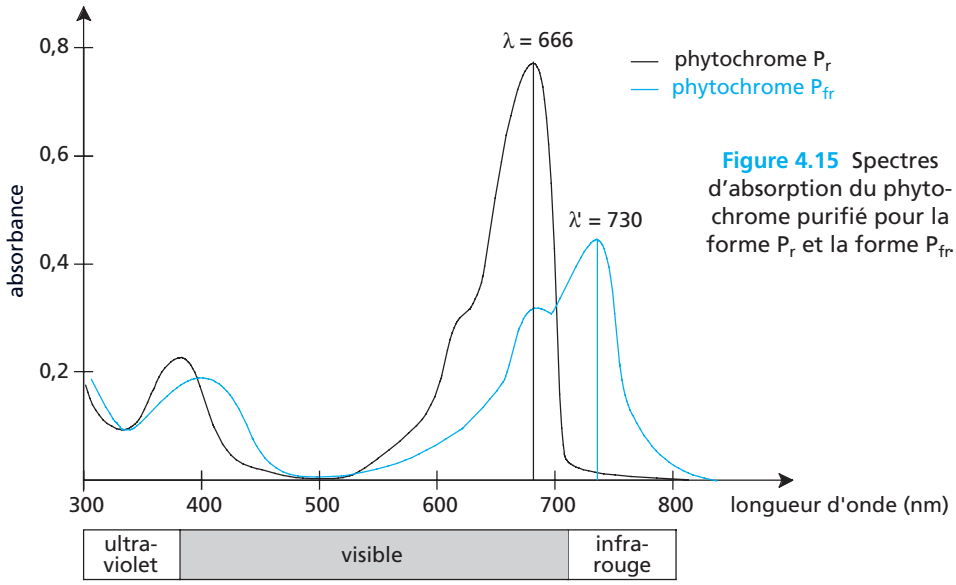
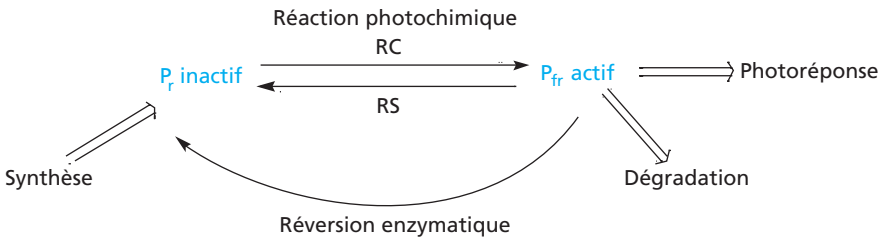


Figure 4.15 Spectres d'absorption du phytochrome purifié pour la forme P_r et la forme P_{fr}.

Le phytochrome présente aussi une absorption dans le bleu. La forme active est la forme P_{fr} d'où le schéma suivant pour son fonctionnement :



Le phytochrome est une chromoprotéine, constituée d'une partie protéique (l'apoprotéine) et d'un groupement prosthétique (le chromophore). Ce dernier est un composé tétrapyrrolique à chaîne ouverte comme le montre la figure 4.16. Le RC provoque l'isomérisation d'une forme *cis* à une forme *trans* au niveau du carbone 15 et ceci réversiblement.

Les holoprotéines sont des homodimères donc possèdent deux apoprotéines et deux chromophores identiques. Le phytochrome actif a une activité kinase à l'origine des effets cellulaires. Il est présent dans les zones méristématiques et celles en croissance active.

On a mis en évidence 5 phytochromes (A, B, C, D et E) dont les propriétés générales sont analogues mais les rôles peuvent être différents ou complémentaires : c'est par exemple PHYA qui est le régulateur de la germination. Ils déterminent l'expression de gènes codant des facteurs de transcription qui eux-mêmes activeront des gènes : par exemple ceux de la voie de synthèse de la gibbéréline ou de protéines des photosystèmes I et II.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 6 § 6.3.3

En passant du laboratoire au milieu extérieur, on passe de la lumière monochromatique (RC ou RS) à la lumière solaire formée, à priori, de toutes les longueurs d'ondes du visible. Comment réagissent les phytochromes ? Ils sont sensibles au rapport P_{fr}/P_r et en moyenne sa valeur est de l'ordre de 0,8. Mais selon les conditions, pleine lumière ou sous-bois, le rapport va changer et le phytochrome est ainsi un indicateur de la lumière arrivant sur la plante et par extension, un indicateur de la compétition qui s'exerce entre plantes pour la lumière.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

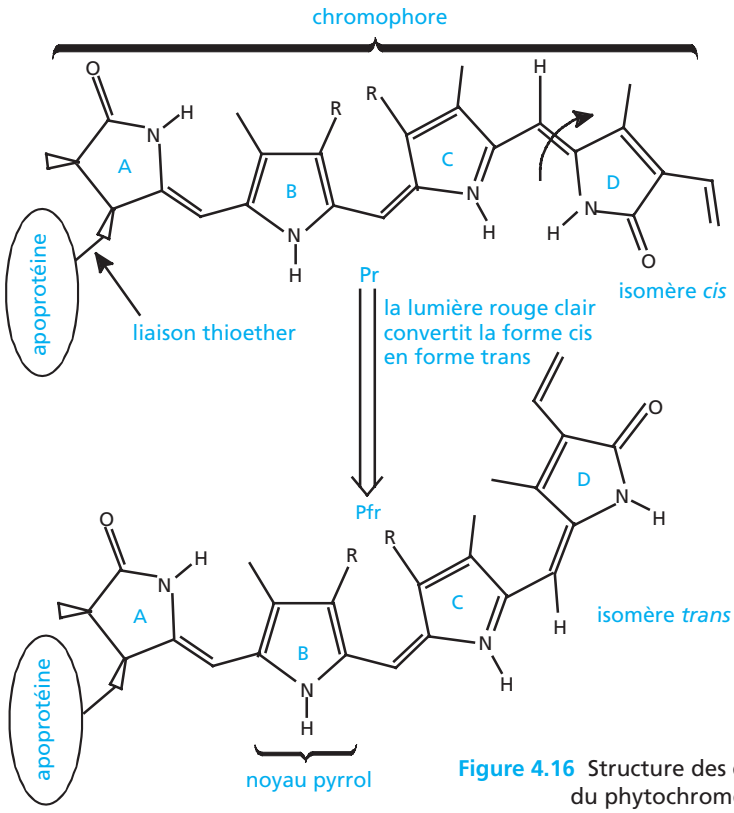


Figure 4.16 Structure des deux formes du phytochrome.

Comme le montre la figure 4.17, le phytochrome B quand il est sous sa forme active (P_{fr}) pénètre dans le noyau et, en se liant à des protéines nucléaires à valeur de facteurs de transcription (PIF pour *Phytochrom Interacting Factor*, une protéine à motif hélice – boucle – hélice), provoque leur destruction par le protéasome. Il empêche ainsi la transcription de gènes de croissance de la plante. Lorsque la plante est sous un couvert végétal, donc sous un rapport R/FR bas, la forme P_r du phytochrome est dominante et ne pénètre pas dans le noyau : les protéines PIF activent en cascades la transcription de gènes dont les produits sont eux-mêmes des facteurs de transcription qui interviennent dans le réveil de gènes déterminant la croissance.

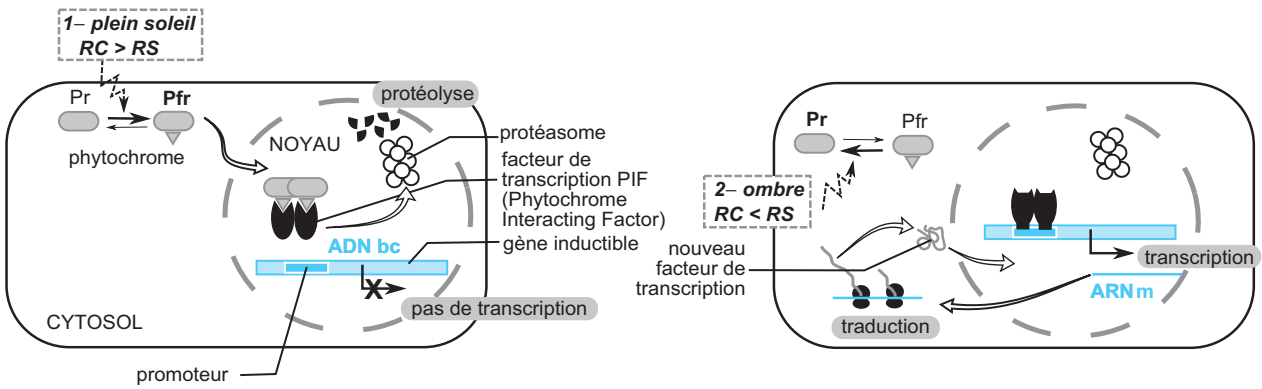


Figure 4.17 Mode d'action du phytochrome B selon que la plante est en pleine lumière ou à l'ombre.

RÉVISER

L'essentiel

L'immobilité des plantes leur impose de subir des conditions saisonnières défavorables. Ainsi sous climat tempéré, l'hiver est une saison où la température, la lumière et l'eau ne permettent pas la vie active pour une angiosperme. L'appareil végétatif s'adapte en produisant des organes de résistance que sont les graines, tubercules, rhizomes, bulbes et les bourgeons écailleux lorsqu'un appareil végétatif aérien persiste. Chaque angiosperme est classée dans un type biologique selon la stratégie adoptée : celle-ci dépend du cycle de développement (annuel, bisannuel ou pérenne). La plante se débarrasse des feuilles par un mécanisme d'abscission sous contrôle phytohormonal et la nutrition est assurée par les réserves accumulées pendant l'été.
Les cellules vivantes sont protégées par des structures comme le périderme, des téguments ou des écailles. Elles entrent en vie latente ce qui se traduit par un métabolisme minimum, à peine perceptible et leur potentiel hydrique chute. De plus, bourgeons et semences entrent en dormance grâce aux signaux environnementaux. Cette dormance, induite par l'acide abscissique, est progressivement levée au cours de l'hiver là encore par des signaux externes et une autre phytohormone permet le redémarrage : l'acide gibbérellique.
Parmi les signaux environnementaux, la photopériode permet à la plante de se positionner dans le déroulement annuel : la photopériode décroissante est une indication de l'approche de l'hiver. Le phytochrome est une molécule sensible à la lumière, plus précisément à certaines longueurs d'onde : il a deux conformations dont la forme Pfr qui est la forme biologiquement active et agit sur l'expression de gènes dits « photoactivés » (figure de synthèse).

Attention

- Retenez que la germination au sens strict est terminée quand perce la radicule.
- Retenez aussi que les phytohormones agissent au minimum par couple : on parle de balance hormonale.
- Faites bien la différence entre sécheresse climatique et sécheresse physiologique.
- Ne confondez pas cycle de développement (toutes les angiospermes produisent des graines) et types biologiques (la forme de passage de l'hiver pour l'appareil végétatif).

Mots-clés

- acclimatation
- acide gibbérellique
- bourgeon
- étiolement
- germination
- photomorphogenèse
- saisons
- plantes annuelles
- bisannuelles
- vivaces
- périderme
- potentiel hydrique
- photopériode
- phytochrome
- quiescence
- réhydratation
- sécheresse physiologique
- sénescence
- zone d'abscission
- éthylène
- acide abscissique
- tubérisation
- graine
- bulbe
- tubercule
- rhizome
- vie latente

S'ENTRAÎNER

Vrai/faux

	Vrai	Faux
1. L'eau est disponible en abondance pour la plante l'hiver.	❑	❑
2. Le suber est une protection l'hiver pour les phanérophytes.	❑	❑
3. L'acide abscissique est la phytohormone essentielle dans l'adaptation à la mauvaise saison.	❑	❑
4. Une graine dormante ne demande que de bonnes conditions de l'environnement pour germer.	❑	❑
5. Les bulbes sont formés par les plantes bisannuelles.	❑	❑
6. Vie latente et quiescence sont synonymes.	❑	❑
7. L'acide gibbérellique est produit par la couche à aleurone des caryopses.	❑	❑

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

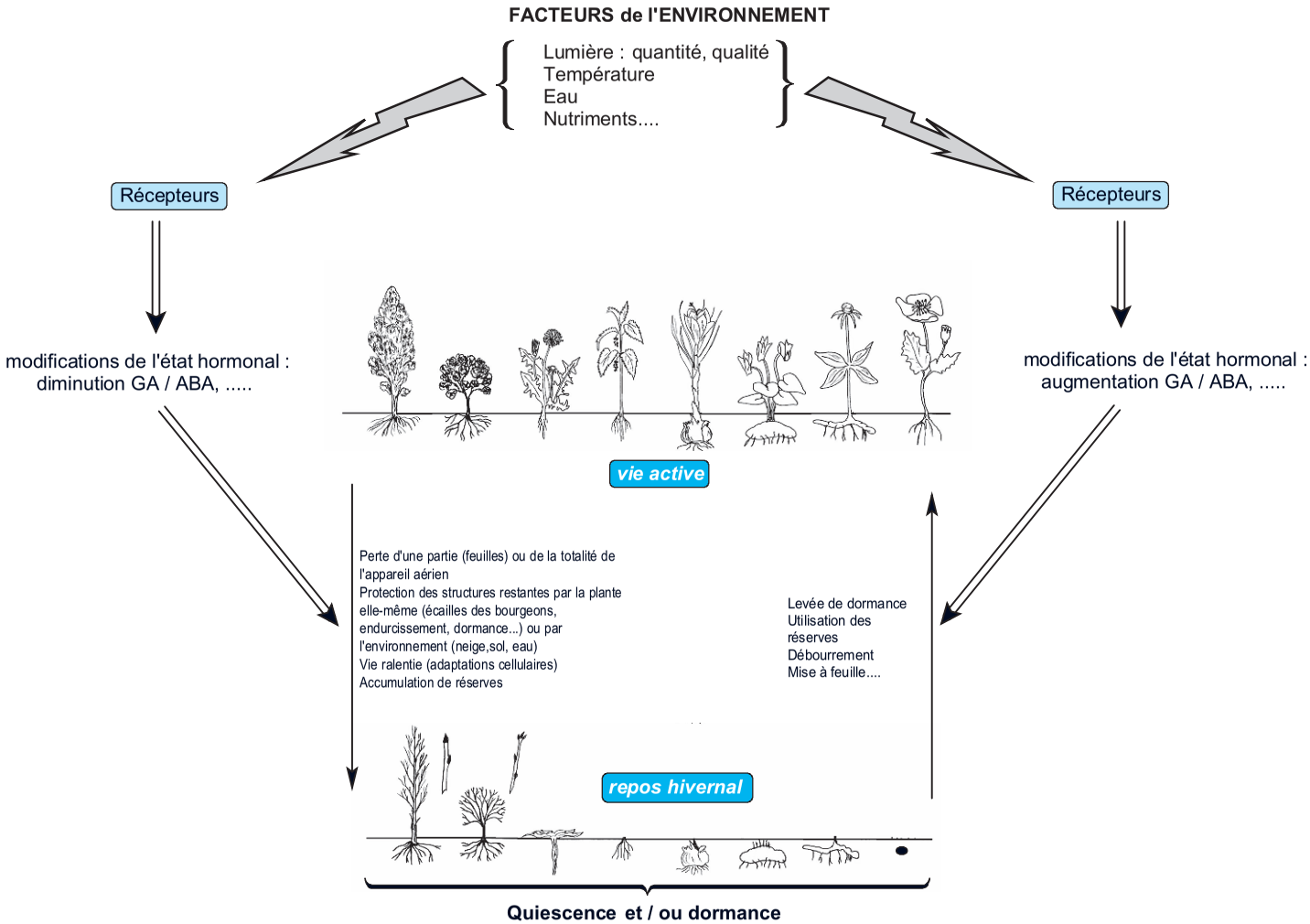


Figure de synthèse Repos hivernal et vie active : le cycle annuel.

Questions de synthèse

Les structures de passage de l'hiver et la protection contre les conditions hivernales.

La germination des graines.

Phytohormones et passage de la mauvaise saison.

La vie latente.

Analyse de documents

Exercice 4.1 : En travaillant sur la couche de grains à aleurone de poacées soumises à l'action de l'acide gibbérellique, on étudie la transcription de deux gènes : GA-MYB et α-amylase. Les résultats sont donnés sur la figure 4.18. Sachant que MYB est un facteur de transcription dont la transcription est activée par GA et en vous aidant du cours ci-dessus (4.3), interprétez les résultats.

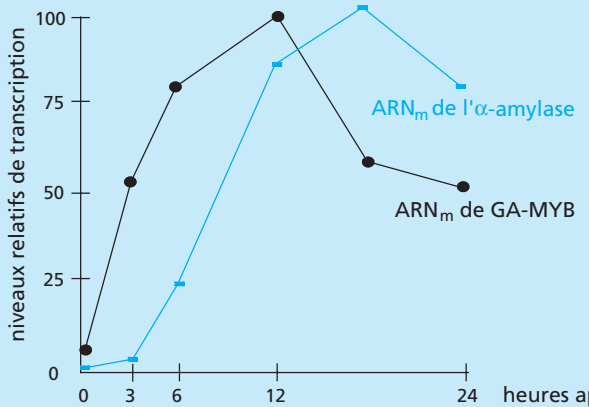


Figure 4.18 Taux des transcrits de GA-MYB et α-amylase en fonction du temps.

Exercice 4.2 : La lumière régule de multiples processus morphogénétiques chez les plantes. Le phytochrome qui est le mieux connu des photorécepteurs consiste en l'association covalente d'un chromophore térapyrrolique (figure 4.16) et d'un polypeptide. On sait que plusieurs gènes tels que *Phy A* et *Phy B* codent pour les holoprotéines du phytochrome A, bien étudié en particulier chez les plantes étiolées, et du phytochrome B dont les propriétés correspondent au « phytochrome des plantes vertes ». Les mutants hy1 et hy3 d'*Arabidopsis thaliana* présentent à la lumière un hypocotyle long comme les plantes étiolées. Les expériences rapportées dans les tableaux 4.1 et 4.2 exposent les particularités de ces mutants à l'égard de l'effet de la lumière blanche sur l'élongation de l'hypocotyle.

	Longueur de l'hypocotyle (mm)	Teneur en phytochrome ($\Delta A. 10^3$)
Sauvage	1,7	2,8
hy1	6,1	0,0
hy3	7,8	3,5

	Longueur de l'hypocotyle (mm)		
	Obscurité	Rouge clair	Rouge sombre
Sauvage	18	6	2
hy1	19	16	16
hy3	19,5	17	3

Les mutants hy1 et hy3 et le sauvage ont été cultivés à la lumière en présence de doses croissantes de biliverdine qui est un groupement tétrapyrollique ouvert. La figure 4.19 présente les courbes de réponse de la longueur de l'hypocotyle à un apport de biliverdine.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

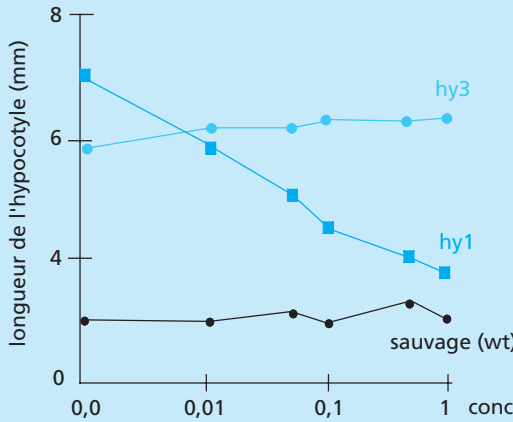


Figure 4.19 Longueur de l'hypocotyle et concentrations en biliverdine.

La figure 4.20 présente la détection immunologique du phytochrome A de plantes sauvages (wt) et hy1 cultivées en lumière blanche (lum) et à l'obscurité (obs) en présence (+BV) ou en l'absence (-BV) de biliverdine.

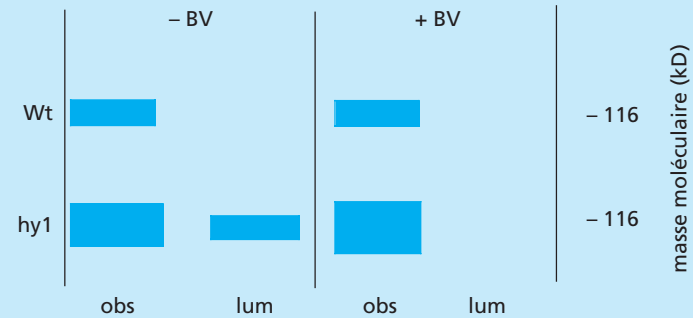


Figure 4.20 Détection immunologique du phytochrome A.

La figure 4.21 présente la détection immunologique des protéines (ligne a et c) et des ARNm (ligne b et d), correspondants aux gènes *Phy A* et *Phy B*, chez le sauvage (wt) et le mutant hy3 (h) cultivés 7 jours à l'obscurité (Obs) puis soumis à 6 h (6) et 24 h (24) de lumière rouge claire continue.

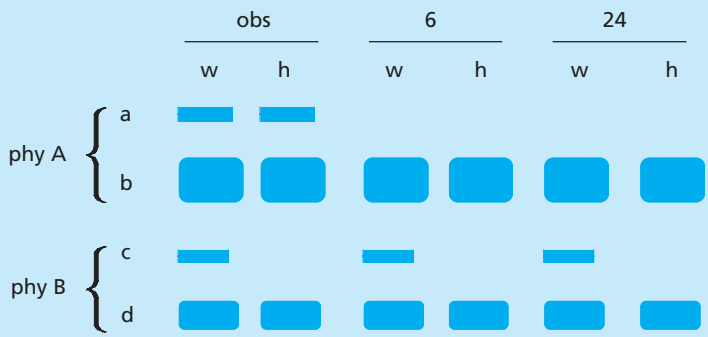


Figure 4.21 Recherche des protéines et des ARNm des phytochromes sur le sauvage et le mutant hy3.

En analysant systématiquement les résultats, expliquez l'origine de la déficience de chacun des deux mutants.

Reproduction sexuée des végétaux

CHAPITRE 5

Plan

5.1 Reproduction sexuée chez une filicophyte : le polypode vulgaire
5.2 Reproduction sexuée chez les angiospermes

Introduction

Selon Buffon (1748), « La reproduction est cette propriété, commune à l'animal et au végétal, cette puissance de produire son semblable, cette chaîne d'existences successives qui constitue l'existence même de l'espèce ».

Cette propriété est une des caractéristiques fondamentales du vivant. Ainsi, F. Jacob écrit (1980) : « Dans un être vivant, tout est agencé en vue de la reproduction. Une amibe, une bactérie, une fougère, de quel destin peuvent-elles rêver sinon de former deux amibes, deux bactéries, deux fougères ? »

Au sein de la flore terrestre, les filicophytes (9 500 espèces) et les angiospermes (240 000 espèces) sont deux groupes de végétaux d'importance très inégale. Les angiospermes sont des phanérogames (végétaux à fleurs, du grec = *phanéros* visible et *gamos* = union ; étymologiquement « végétaux à union visible ») alors que les filicophytes — plus discrets — sont des cryptogames (végétaux sans fleurs, du grec *kruptos* = caché et *gamos* = union ; étymologiquement « végétaux à union cachée »).

Dans ce chapitre, nous répondrons aux questions suivantes :

- Qu'est-ce que la reproduction sexuée ?
- Comment ces végétaux assurent-ils leur reproduction sexuée ?
- Quelles structures, quels processus physiologiques sont engagés ?
- Comment et sous quelle forme ces végétaux sont-ils disséminés ?

Dans une première partie sera abordé le cas des filicophytes ; il sera l'occasion de définir les termes de reproduction sexuée, génération, sporophyte et gamétophyte, diplophase et haplophase, cycle de reproduction.

La deuxième partie sera consacrée à la reproduction sexuée et au cycle de reproduction des angiospermes ; tous les termes cités ci-dessus pourront y être retrouvés.

5.1 REPRODUCTION SEXUÉE CHEZ UNE FILICOPHYTE : LE POLYPODE VULGAIRE

Le polypode vulgaire (***Polypodium vulgare***) est une fougère fréquente dans les sous-bois, mais aussi sur les rochers, talus et vieux murs. Il apparaît sous la forme de touffes de grandes feuilles serrées à limbe vert profondément lobé appelées **frondes** ; elles sont portées par un puissant **rhizome** (figure 5.1 et figure TP9.1). Le polypode vulgaire est une plante **vivace** : son appareil végétatif s'édifie année après année et il passe la mauvaise saison dans le sol à l'état de rhizome (c'est une **géophyte** au sens de Raunkiaer, voir chapitre 4).

L'organisation de l'appareil végétatif du polypode est abordée plus loin (TP9).

5.1.1 Plante feuillée et production des méiospores

La reproduction sexuée du polypode vulgaire s'étale de la fin du printemps au début de l'automne. Elle est d'abord révélée par la présence des **sporanges** (encart 5.1) mis en place à la face inférieure des frondes où ils sont répartis en petits groupes : les **sores** (chaque sore comporte de 60 à 80 sporanges) (figure 5.2a et figure TP9.10).

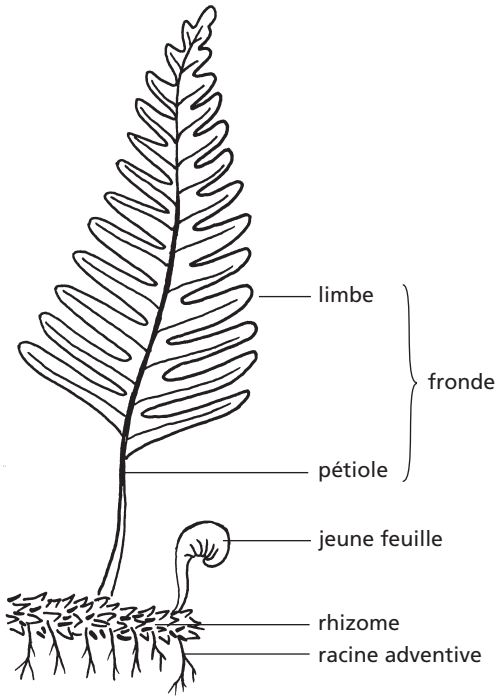


Figure 5.1 L'appareil végétatif du polypode.
Le Polypode est une petite fougère dont le rhizome à croissance horizontale s'allonge grâce à un méristème apical. Il porte de nombreuses racines adventives et de grandes feuilles ou frondes (10 à 40 cm). Les jeunes feuilles enroulées en crosse se déroulent au cours de leur croissance.

a) Organisation des sporanges

Morphologiquement, le sporange est formé d'un pédicelle fixateur surmonté d'un sac ovoïde (200-300 µm) à paroi pluricellulaire (figure 5.2b et figure TP9.5). Cette paroi comporte une rangée méridienne de cellules bien distinctes : **l'assise mécanique**.
Les sporanges sont des organes spécialisés producteurs des **méiospores** (encart 5.1). À maturité, chaque sporange contient 64 méiospores.

b) Constitution et biologie des méiospores

Réniformes et toutes identiques (25 µm), les méiospores sont des cellules dotées d'un noyau haploïde, d'un cytoplasme très déshydraté, riche en réserves et renfermant des chloroplastes, des mitochondries. Les méiospores sont entourées d'une paroi à double couche (figure 5.2c) :

- l'**exine** couche externe, épaisse et imprégnée de sporopollénine présente une surface ornementée ;
- l'**intine,** couche interne mince, est cellulosopectique.

La **sporopollénine** est une substance hydrophobe et imputrescible. Très résistante aux agents d'hydrolyse (acides concentrés, enzymes), seul l'acide fluorhydrique en vient à bout. Sa nature reste donc méconnue et elle est considérée comme un polymère oxydé de caroténoïdes et d'esters de caroténoïdes.

c) Méiose et formation des méiospores

Comme toute la plante feuillée, le sporange est constitué de cellules diploïdes (2N). Au sein du jeune sporange, l'une des cellules (2N) vit 4 mitoses successives aboutissant à la formation de 16 cellules diploïdes : les **cellules mères des spores**. Chacune de ces cellules vit ensuite la méiose donnant ainsi naissance à 4 méiospores haploïdes (figure 5.2d).
Les méiospores sont groupées par quatre ; c'est pourquoi elles sont aussi appelées **tétraspores** (encart 5.1).
Elles utilisent au cours de leur formation les substances provenant de la lyse des cellules du tapis nourricier.

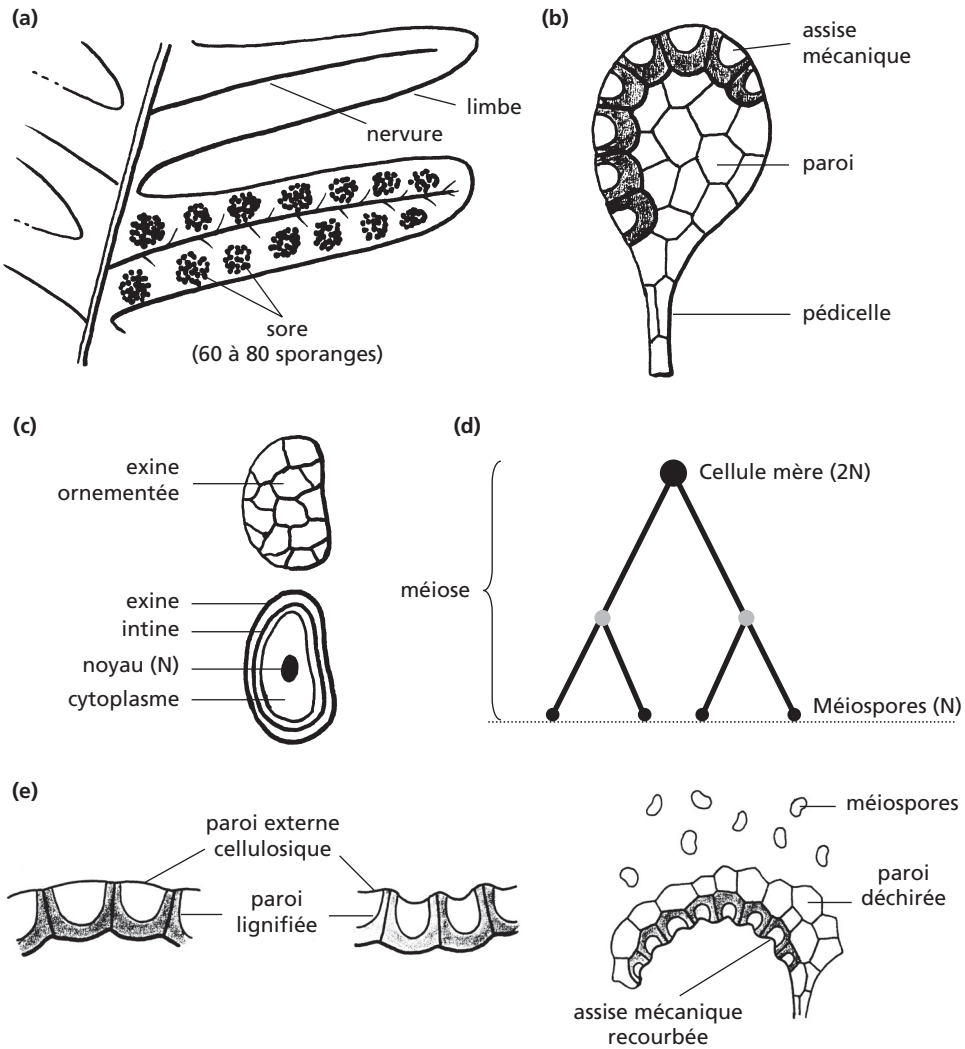


Figure 5.2 La formation des méiospores chez le polypode.

(a) Les sores sont assez régulièrement disposés sur la face inférieure du limbe et regroupent de 60 à 80 sporanges. **(b)** Les sporanges sont fixés au limbe des frondes par un étroit pédicelle. Les cellules de l'assise mécanique présentent un épaississement pariétal de lignine en forme de U. **(c)** La méiospore est une cellule haploïde dont la paroi est à double couche (exine et intine). Sur cette figure, la membrane plasmique de la méiospore adossée à l'intine n'est pas représentée. Son cytoplasme déshydraté renferme des plastes et des réserves. **(d)** La méiose et la formation des méiospores. Les cellules mères des spores sont diploïdes ; au terme de la méiose, chacune d'entre elles forme 4 méiospores (ou tétraspores car formées par groupes de 4). **(e)** La déhiscence du sporange survient en période sèche. Seules cellules du sporange ayant une paroi lignifiée, les cellules de l'assise mécanique se déshydratent et leur masse cytoplasmique se rétracte entraînant leur déformation individuelle, la courbure de l'assise mécanique et la déchirure de la paroi du sporange.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

ENCART 5.1

Un peu de vocabulaire

La reproduction sexuée des végétaux fait appel à un abondant vocabulaire dont la signification doit être maîtrisée. Les définitions ci-dessous en précisent le sens.

Sporange : organe reproducteur à paroi pluricellulaire dans lequel se forment les méiospores.

Méiospore : cellule haploïde provenant de la méiose d'une cellule mère diploïde.
(Les méiospores — groupées par quatre — sont aussi appelées **tétraspores** et pour cette raison le sporange est aussi appelé **tétrasporange**).

Gamétange : organe reproducteur à paroi pluricellulaire dans lequel se forment les gamètes.

Une **anthéridie** et un **archégone** sont respectivement les gamétanges mâle et femelle du polypode.

d) Déhiscence du sporange et libération des méiospores

L'ouverture des sporanges survient à la faveur d'une période sèche. La déshydratation des cellules de l'assise mécanique conduit à leur rétrécissement individuel, à la courbure de l'ensemble de l'assise mécanique (figure 5.2e) et à la déchirure de la paroi du sporange ; c'est la **déhiscence**. La masse des méiospores est alors exposée à l'air libre ; les méiospores sont ensuite dispersées par le vent. La dissémination de l'espèce se fait donc grâce au vent par les méiospores.

5.1.2 Germination des méiospores et formation des prothalles

En conditions favorables (présence d'eau, température clémente), chaque méiospore se réhydrate et entame une série de mitoses. Cette germination forme d'abord un filament de cellules chlorophylliennes, lequel s'étale ensuite en une minuscule lame verte cordiforme : le **prothalle** (figure 5.3a et figure TP9.6). Issues par mitoses de la germination de la spore, toutes les cellules du prothalle sont haploïdes.

Constitué d'une seule couche de cellules sur ses bords, le prothalle en comporte plusieurs dans sa région centrale plus épaisse (le coussinet). C'est à ce niveau — à la face inférieure du prothalle — que se développent les **gamétanges femelles** ou **archégones** et les **gamétanges mâles** ou **anthéridies** (encart 5.1). Le prothalle est donc monoïque (du grec *monos* = seul et *oikos* = maison) c'est-à-dire bisexué (ou hermaphrodite) et à organes sexuels nettement séparés.

Les anthéridies sont les premières formées (figure 5.3b et figure TP9.7). Il s'agit de sphères de petite taille (50 µm) à paroi pluricellulaire libérant à maturité des gamètes mâles (**spermatozoïdes**) de forme hélicoïdale dotés de flagelles locomoteurs (figure 5.3c).

Les archégones se forment plus tard. Chaque archégone (figure 5.3d) est un massif pluricellulaire (100 µm) qui comporte un col surmontant un ventre renflé — enchâssé dans le corps du prothalle — contenant un seul gamète femelle appelé **oosphère**. L'intérieur du col est rempli d'une rangée cellulaire axiale au nombre limité de cellules (cellules du canal du col). Il y a **protandrie** : le prothalle monoïque est d'abord mâle puis femelle.

5.1.3 Fécondation et formation d'une nouvelle plante feuillée

a) Modalités de la fécondation

➤ Nécessité d'eau

À maturité des prothalles et en présence d'un film d'eau couvrant le sol, les anthéridies s'hydratent, gonflent, s'ouvrent et libèrent leurs **spermatozoïdes** dans le film d'eau. Chez les archégones, la rangée cellulaire axiale dégénère en un gel hydrophile qui lui aussi s'hydrate, gonfle et provoque l'ouverture du col. L'oosphère est alors accessible aux spermatozoïdes (figure 5.3c). Ceux-ci nagent dans l'eau, orientés vers les oosphères par leur **chimiotactisme** positif pour une substance diffusible contenue dans la gelée du col : l'acide malique.

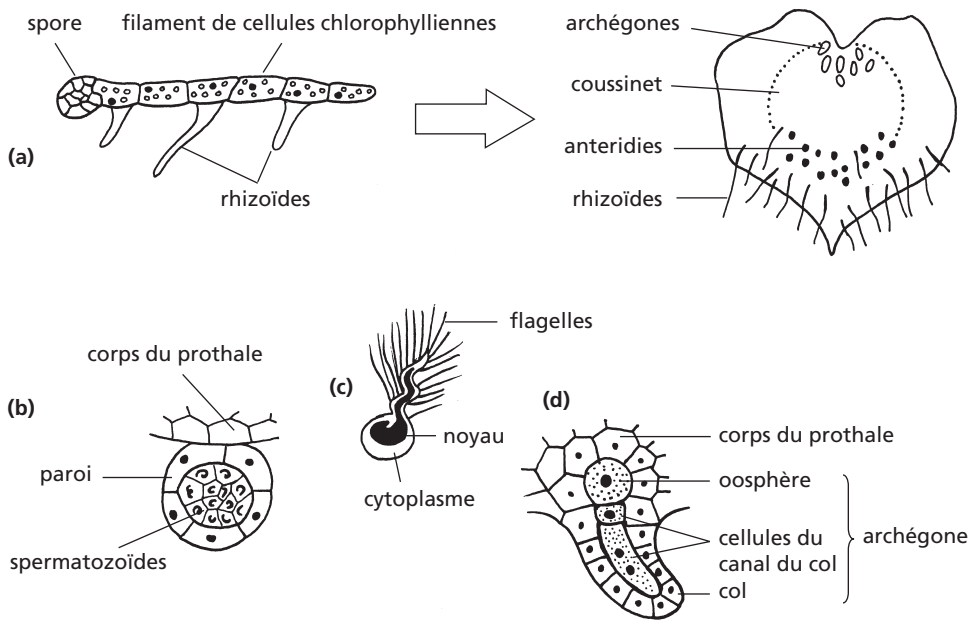


Figure 5.3 Le prothalle, les gamétanges et la gamétogenèse chez le polypode.
(a) La germination des méiospores et la formation du prothalle. L'hydratation de la méiospore entraîne son gonflement et la déchirure de sa paroi. Elle entame alors une série de mitoses donnant naissance à un filament de cellules chlorophylliennes haploïdes. Ce filament s'allonge puis s'étale grâce aux mitoses de ses cellules. Les rhizoïdes sont de courtes cellules dépourvues de chloroplastes. Les anthéridies **(b)** et les archégones **(d)** sont les gamétanges du Polypode (encart 5.1) ; ils forment les gamètes. **(c)** Spermatozoïde.

Des spermatozoïdes qui remontent le col de l'archégone, un seul fusionne avec l'oosphère ; c'est la **fécondation**, union de deux cellules haploïdes (les gamètes) formant une cellule diploïde appelée **zygote** (figure 5.4).

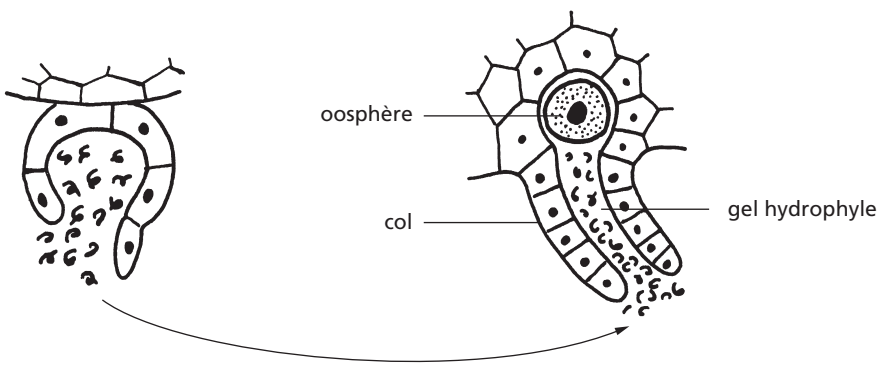


Figure 5.4 La zoïdogamie.

Chez le polypode et chez tous les filicophytes, la fécondation est de type **zoïdogamie** (encart 5.2) ; elle nécessite la présence d'une phase aqueuse ambiante dans laquelle, grâce à leurs flagelles, nagent les spermatozoïdes.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

ENCART 5.2

Gamètes, oogamie et zoïdogamie

À propos des gamètes mâles – On appelle zoïde une cellule motile c'est-à-dire munie d'une structure motrice (cils, flagelles) ce qui est le cas du gamète mâle des Filicophytes que l'on nomme spermatozoïde. Nous verrons plus loin que, chez les Angiospermes, les gamètes mâles ne sont pas des zoïdes : ils ne possèdent pas de structures motrices et, en toute logique, il ne faut pas les appeler spermatozoïdes.
Zoïdogamie : fécondation dans laquelle un ou deux gamètes sont motiles (présence de cils ou de flagelles locomoteurs) ; il s'agit de zoïdes.
Oogamie : variante de zoïdogamie dans laquelle le gamète femelle est non mobile.
Tactisme : déplacement d'une cellule, d'un organisme orienté par un facteur physique ou chimique du milieu.
Chimiotactisme : déplacement orienté par un facteur chimique du milieu.
Chimiotactisme positif : déplacement orienté vers la source du facteur chimique donc selon le gradient croissant de concentration.

➤ Fécondation croisée (allogamie)

La protandrie des prothalles fait qu'une oosphère ne peut s'unir qu'avec un gamète mâle provenant d'un autre prothalle ; cette fécondation croisée est appelée **allogamie** (du grec *allon* = différent et *gamos* = union). Deux conditions la favorisent.

Nombre des prothalles

Les fougères comme le polypode vivent en populations serrées libérant une grande quantité de méiospores. Il en résulte que le sol se trouve par place couvert d'une population serrée de prothalles. Les gamètes mâles n'ont généralement pas à parcourir de grandes distances.

Déterminisme du sexe des prothalles

Les premières méiospores à germer forment des prothalles qui sont uniquement femelles. Ceux-ci libèrent, dès la mise en place de leurs archégones, une phéromone hydrosoluble appelée **anthéridiogène**. Cette phéromone diffuse et agit à distance sur les jeunes prothalles en formation dont elle accélère la maturité mâle. Ils produisent alors des spermatozoïdes aptes à féconder les oosphères des prothalles émetteurs d'anthéridiogène.
À leur tour, les jeunes prothalles vieilliront, atteindront la maturité femelle et produiront l'anthéridiogène auquel ils seront devenus insensibles (figure 5.5). Ce processus en cascade favorise l'allogamie mais celle-ci n'est pas systématique.

b) Conséquences de la fécondation

Même si plusieurs zygotes se forment sur le prothalle, un seul évolue. Immédiatement après la fécondation, le développement embryonnaire de cet unique zygote débute dans l'archégone et donc à la face inférieure du prothalle. Très rapidement, le jeune embryon s'organise et constitue des zones méristématiques à destinée précise : racine, rhizome, première feuille et suçoir (figure 5.6). Grâce au suçoir qui plonge dans le corps du prothalle, le jeune embryon vit quelque temps en parasite aux dépens du prothalle. Très vite, il forme une petite fougère capable d'assurer son développement de façon autonome (absorption hydrominérale, photosynthèse) alors que le prothalle ne tarde pas à périr. La longévité du prothalle est donc limitée.
Au bout de quelques années, cette plante feuillée assurera à son tour la production de méiospores et participera à la pérennité de l'espèce.

5.1.4 Cycle de reproduction du polypode vulgaire

a) Qu'appelle-t-on reproduction sexuée ?

La reproduction sexuée est propre aux eucaryotes. Elle est caractérisée par deux événements cellulaires et chromosomiques complémentaires : la méiose et la fécondation.
Sur le plan cellulaire, elle comprend la formation de **méiospores** (méiosporogenèse ou tétrasporogenèse) puis de **gamètes** haploïdes (**gamétogenèse**) et la fusion de deux gamètes complé-

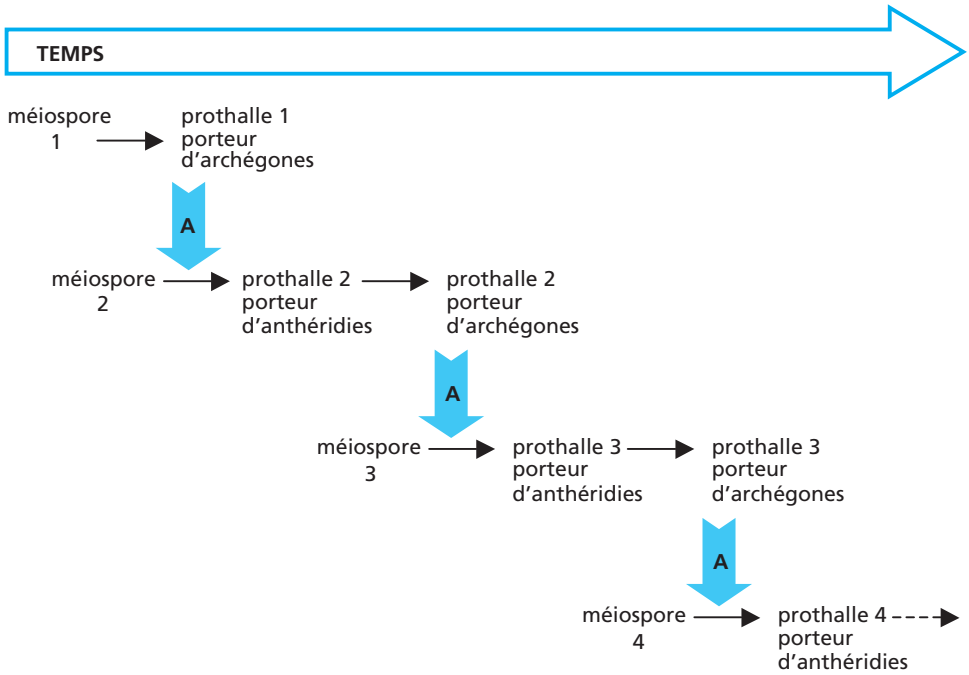


Figure 5.5 Anthéridiogène et déterminisme du sexe des prothalles.

Lorsqu'une méiospore germe et donne naissance à un prothalle, la mise en place des anthéridies est déterminée par un messager chimique : l'anthéridiogène (**A**) substance sécrétée par le prothalle voisin dès que celui-ci commence à différencier des archégones. L'anthéridiogène est une substance hydrosoluble diffusant dans le milieu et agissant à distance sur les autres prothalles ; cette substance répond donc à la définition d'une phéromone. Lorsque les méiospores sont dispersées par le vent, la première à germer sur un site forme un prothalle précocement femelle et donc sécréteur d'anthéridiogène en même temps qu'il différencie ses archégones. Les autres méiospores qui germent en présence d'anthéridiogène mettront en place des anthéridies. Bien noter que les prothalles deviennent insensibles à l'anthéridiogène dès qu'ils commencent à différencier des archégones et à le sécréter eux-même.

mentaires, l'un mâle, l'autre femelle (**fécondation**) donnant naissance à une cellule-œuf diploïde (**zygote**) à l'origine d'un nouvel individu. La fécondation implique une différenciation des gamètes qui s'unissent deux à deux. Cette différenciation touche également les individus producteurs de ces gamètes ; ces individus sont dits sexués : c'est le cas du prothalle des filicophytes comme le polypode mais nous verrons que c'est aussi le cas de la plante feuillée des angiospermes.

b) Notions de génération et de cycle de reproduction

La reproduction sexuée d'un organisme implique l'existence d'un cycle — le cycle de reproduction (figure 5.7) — dans lequel alternent une phase dont les représentants sont constitués de cellules haploïdes (haplophase) et une phase dont les représentants sont constitués de cellules diploïdes (diplophase). Ces phases nucléaires sont délimitées par la méiose et la fécondation.

L'existence de ces phases nucléaires va de pair — chez les végétaux — avec l'existence de générations. Le sporophyte est la génération, constituée de cellules diploïdes, qui produit les méiospores ou tétraspores. Le gamétophyte est la génération, constituée de cellules haploïdes, qui produit les gamètes.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

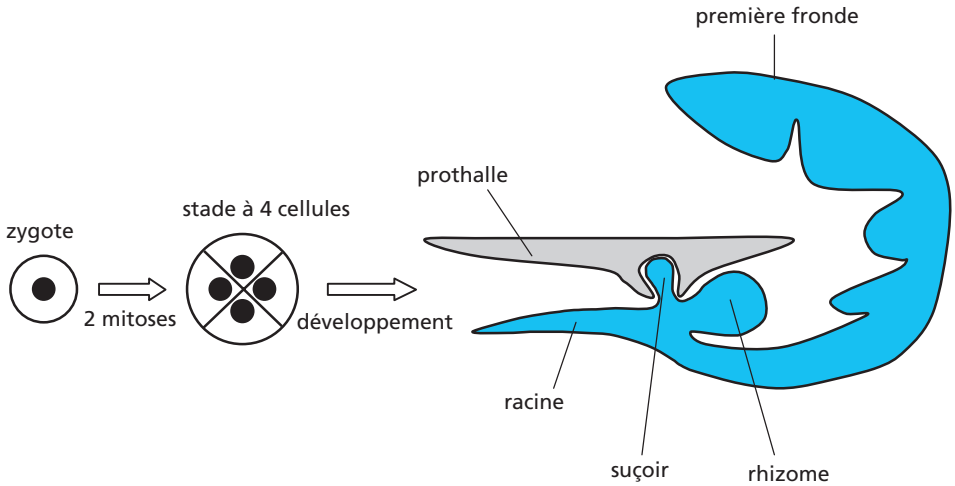


Figure 5.6 La germination du zygote et la jeune fougère.

Chez les filicophytes comme le polypode, la germination du zygote survient immédiatement après la fécondation ; elle se déroule à la face inférieure du prothalle dans l'archégone dont l'oosphère a été fécondée. A l'issue des 2 premières mitoses, 4 cellules sont formées et chacune d'elles a une destinée précise ; elle formera un organe particulier : rhizome, racine, première fronde et suçoir. Avant d'atteindre l'autonomie nutritionnelle, le jeune pied de polypode se nourrit aux dépens du prothalle qu'il parasite à l'aide de son suçoir. Ultérieurement, prothalle et suçoir disparaîtront.

Dans son sens le plus large, le terme de **génération** a été défini par Hoffmeister (1851) puis repris par Feldmann (1978). On appelle génération toute **étape du développement** d'un organisme qui débute par une cellule reproductrice (zygote ou méiospore) et qui, après une période d'activité végétative plus ou moins marquée, produit d'autres cellules reproductrices (méiospores ou gamètes). Suivant P. Gayral (1975), une génération peut être — selon la taille — un **organisme**, ou un simple **massif cellulaire** pourvu qu'il provienne par mitoses d'une cellule reproductrice (zygote ou méiospore) et produise d'autres cellules reproductrices.

Chez le polypode, la plante feuillée et le prothalle répondent bien à cette définition : la plante feuillée, aux cellules diploïdes est issue du zygote et elle produit les méiospores — c'est le sporophyte — alors que le prothalle aux cellules haploïdes est issu de la méiospore et il produit les gamètes — c'est le gamétophyte.

Il existe plusieurs types de cycles de reproduction (encart 5.3).

c) Cycle de reproduction et générations chez le polypode

➤ Le cycle de reproduction du polypode comporte deux générations successives

C'est un **cycle digénétique**. Dans ce cycle, l'extension de l'haplophase ou du gamétophyte (le prothalle) est très réduite en taille et en durée comparée à celle de la diplophase ou du sporophyte (la plante feuillée ou fougère proprement dite) (figure 5.8).

Voir chapitre 6

En marge du cycle de reproduction, il existe une efficace multiplication végétative par rupture du rhizome au niveau de ses ramifications.

➤ Réflexions sur les aspects génétiques de la reproduction sexuée chez les filicophytes

Lors de la méiose sont réalisés des **brassages chromosomiques** conduisant à la formation de cellules haploïdes toutes génétiquement différentes : les méiospores (ou tétraspores). Ces méiospores donnent naissance aux prothalles producteurs des gamètes. La formation des prothalles puis des gamètes n'implique que des mitoses de sorte que les gamètes issus d'un

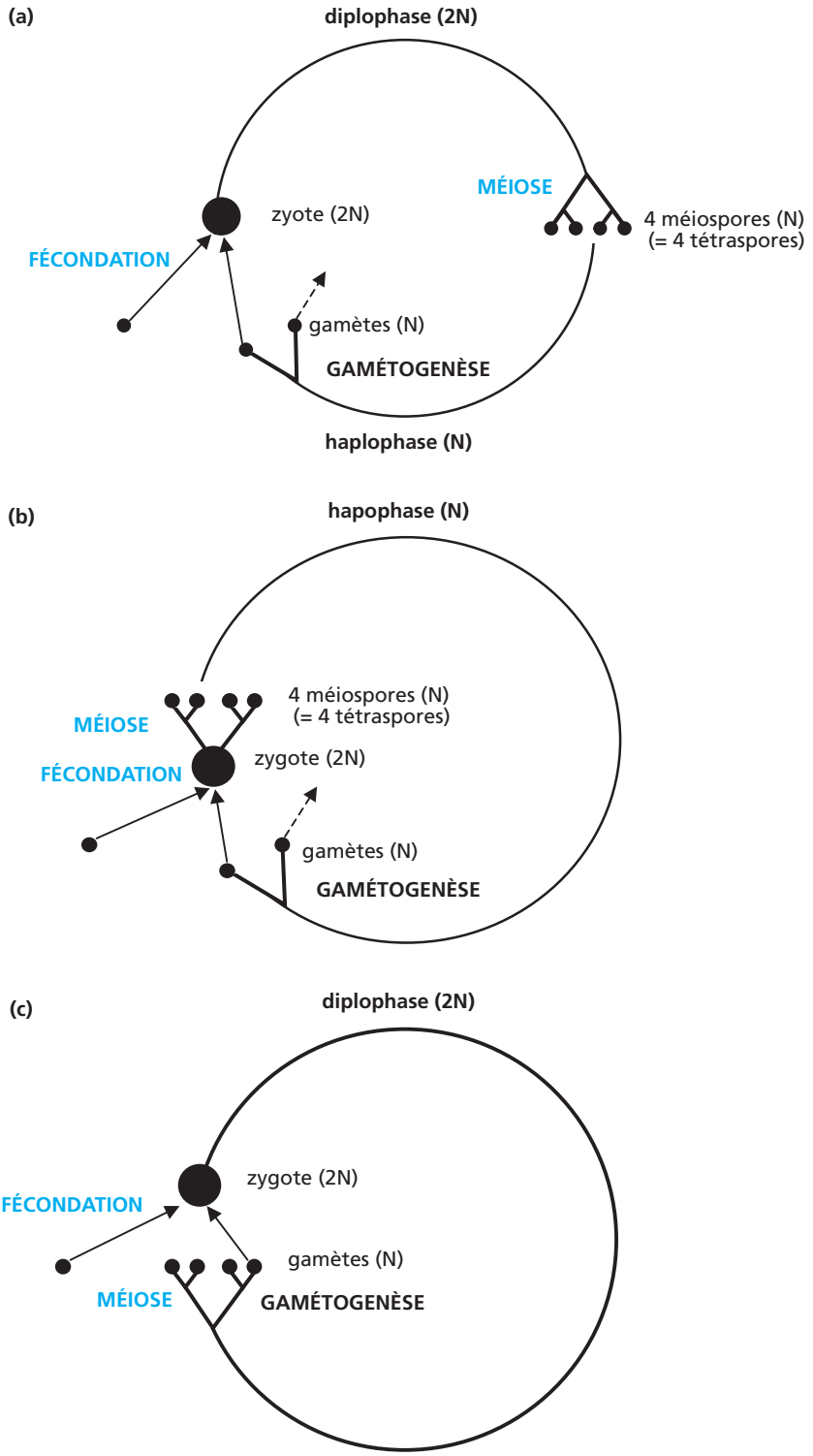


Figure 5.7
Les différents types de cycles de reproduction.

(a) Le cycle haplodiplophasique. Il présente nettement une haplophase et une diplophase. La méiose et la fécondation sont séparées dans l'espace et dans le temps par une période d'activité végétative (parfois réduite à une simple phase d'activité mitotique). Dans un tel cycle, la sporogenèse et la gamétogenèse sont séparées (gamétogenèse améiotique). La diplophase issue du zygote est productrice de méiospores ; l'haplophase issue des méiospores est productrice de gamètes.

(b) Le cycle haplophasique. Seule l'haplophase y est représentée. La méiose survient immédiatement après la fécondation ; le zygote est la seule cellule diploïde du cycle.

(c) Le cycle diplophasique. Seule la diplophase y est représentée. La fécondation survient immédiatement après la méiose qui est intégrée à la gamétogenèse (gamétogenèse méiotique) ; le gamète est la seule cellule haploïde du cycle.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

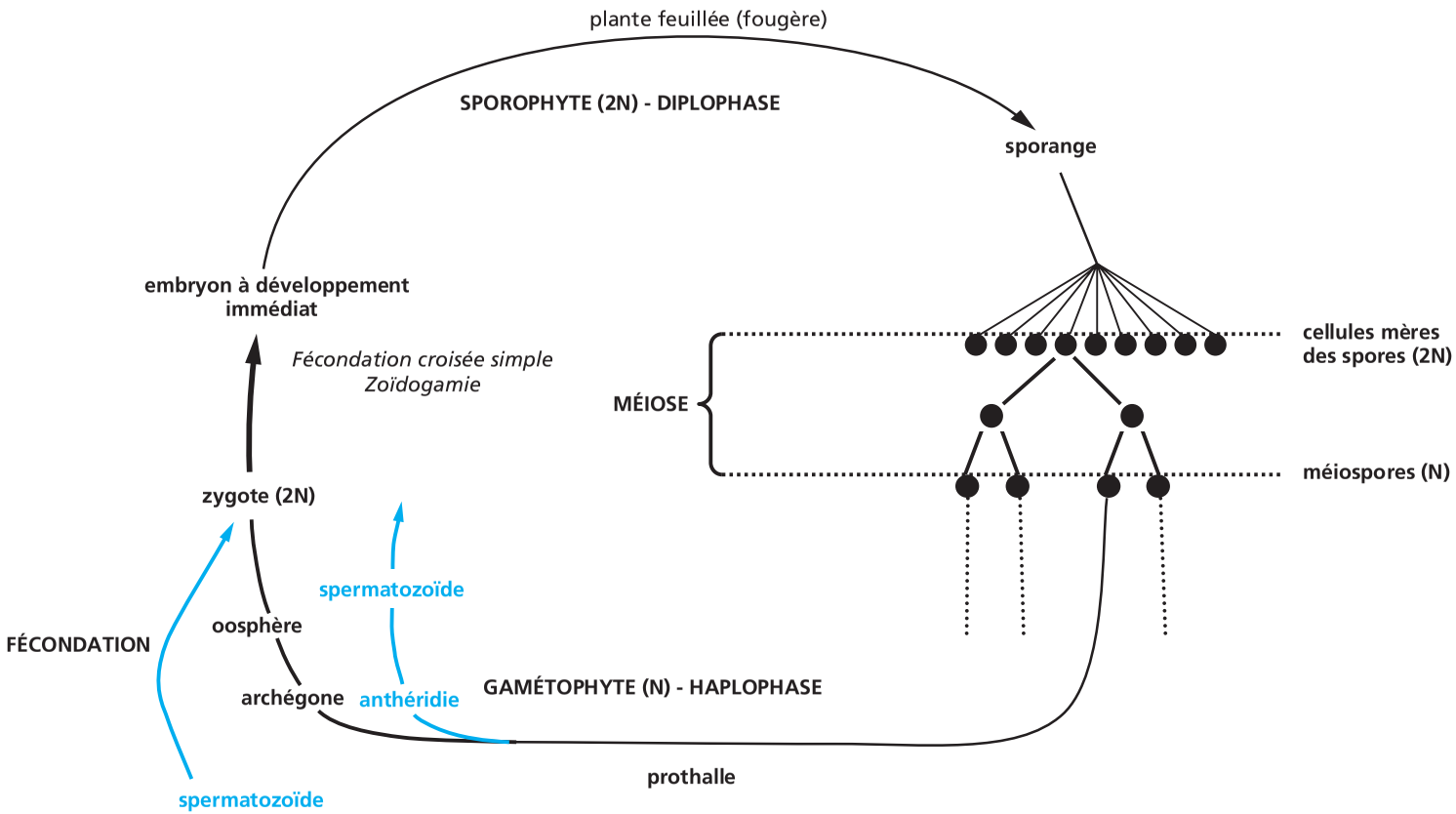


Figure 5.8 Le cycle de reproduction du polypode et des filicophytes.

Le cycle des fougères est un cycle digénétique à diplophase-sporophyte très largement prédominant dans l'espace et dans le temps. La plante feuillée (sporophyte diploïde) est la représentante de l'espèce. L'haplophase est constituée par le prothalle qui est un gamétophyte bisexué protandre mais dont la taille est très réduite comparée à celle de la fougère et dont l'existence dans le temps (longévité) est limitée.
La fécondation simple est de type zoïdogamie ; il y généralement a allogamie.

prothalle ont le même génome haploïde que celui de la méiospore d'origine. La **diversité génétique** des gamètes et le hasard de la fécondation (loterie mendélienne) conduisent donc à la formation de zygotes originaux, génétiquement différents les uns des autres. Les populations formées par reproduction sexuée présentent donc une forte diversité génétique de leurs individus.

Dans le cas des filicophytes, il faut noter que chez la plante feuillée, les allèles s'expriment à l'état diploïde alors qu'ils s'expriment à l'état haploïde chez les prothalles. En outre, ces prothalles aux cellules haploïdes sont bisexués ; leur génome haploïde possède donc les allèles permettant l'expression des deux sexes.

Les aspects chromosomiques et génétiques de la reproduction sexuée sont abordés en détail dans le chapitre 8.

ENCART 5.3

Différents cycles de reproduction

Selon le nombre de générations et l'extension relative de l'haplophase et de la diplophase, on peut distinguer plusieurs cycles de reproduction.

Les **cycles haplodiplophasiques** comportent nettement deux générations dans le cas des cycles **digénétiques** (figure 5.7a) ou trois générations dans le cas des cycles **trigénétiques** (cas de certaines algues rouges ou rhodobiontes, TP6).

Les cycles **monogénétiques** ne comportent qu'une génération et on y distingue :

– des **cycles haplophasiques** (figure 5.7b) : seule l'haplophase y est présente et la méiose suit immédiatement la fécondation ;

– des **cycles diplophasiques** (figure 5.7c) : seule la diplophase y est présente et la fécondation suit immédiatement la méiose.

Chez les végétaux étudiés dans ce chapitre, les filicophytes et plus loin les angiospermes, le cycle de reproduction comporte deux générations ; il est digénétique. C'est aussi le cas chez les autres **embryophytes** (TP8 et TP10).

Les algues et les champignons offrent une plus grande diversité de cycles (TP6 et TP7).

Lors de la reproduction sexuée, la méiose peut être séparée de la gamétogenèse (**gamétogenèse améiotique** des êtres vivants à cycle digénétique) ou intégrée à la gamétogenèse (**gamétogenèse méiotique** des êtres vivants à cycle diplophasique comme les métazoaires).

5.2 REPRODUCTION SEXUÉE CHEZ LES ANGIOSPERMES

Voir chapitre 4

Sous nos climats, de très nombreuses espèces d'angiospermes fleurissent au printemps et/ou au début de l'été alors que les jours allongent. Cette production de fleurs est liée au cycle de développement de la plante :

- les plantes **annuelles** fleurissent dans l'année de la germination puis meurent ;
- les plantes **bisannuelles** fleurissent l'année qui suit la germination puis meurent ;
- les plantes **vivaces** édifient leur appareil végétatif sur plusieurs années mais nombre d'entre elles ne fleurissent pas pendant leurs premières années. Après une période d'immaturité, elles fleuriront tous les ans jusqu'à leur mort ; ce sont les **vivaces polycarpiques**. Les **vivaces monocarpiques** comme l'Agave (amaryllidacées) restent pendant plusieurs années à l'état de rosette de feuilles charnues puis fleurissent, fructifient et meurent en quelques semaines.

5.2.1 La plante feuillée porte des fleurs

Les fleurs d'angiospermes se forment à partir d'un bouton floral. Quand le végétal acquiert la capacité à fleurir, le méristème apical caulinaire, sous l'effet de signaux inducteurs, se transforme en méristème reproducteur à l'origine du bouton floral qui s'épanouira en fleur.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

a) Organisation générale de la fleur des angiospermes

Les pièces florales s'insèrent sur le réceptacle floral où elles sont disposées, selon le cas le plus général, en verticilles ou en spirales (figure 5.9).

➤ Pièces stériles

Le périanthe est un ensemble de pièces stériles regroupant de l'extérieur vers l'intérieur le calice formé des **sépales** et la corolle formée des **pétales**. Les sépales sont généralement discrets et verts alors que les pétales, plus grands, expriment des couleurs vives. Ces pièces stériles ont un rôle protecteur pour les pièces fertiles mais nous verrons plus loin qu'elles interviennent fréquemment dans la pollinisation.

➤ Pièces fertiles

À l'intérieur du périanthe se trouvent les pièces fertiles : les **étamines** sont les pièces fertiles mâles et les **carpelles** sont les pièces fertiles femelles.

Voir « les formules florales », *Biologie 1re année*, TP14, tableau TP14.4

L'ensemble des étamines forme l'androcée ; le gynécée (ou pistil) est constitué par l'ensemble des carpelles. Le carpelle est donc l'unité de constitution du gynécée. La fleur de bouton-d'or (*Ranunculus acris*, renonculacées) présentée figure 5.9 a pour formule florale :

5 S + 5 P + n E + m C.

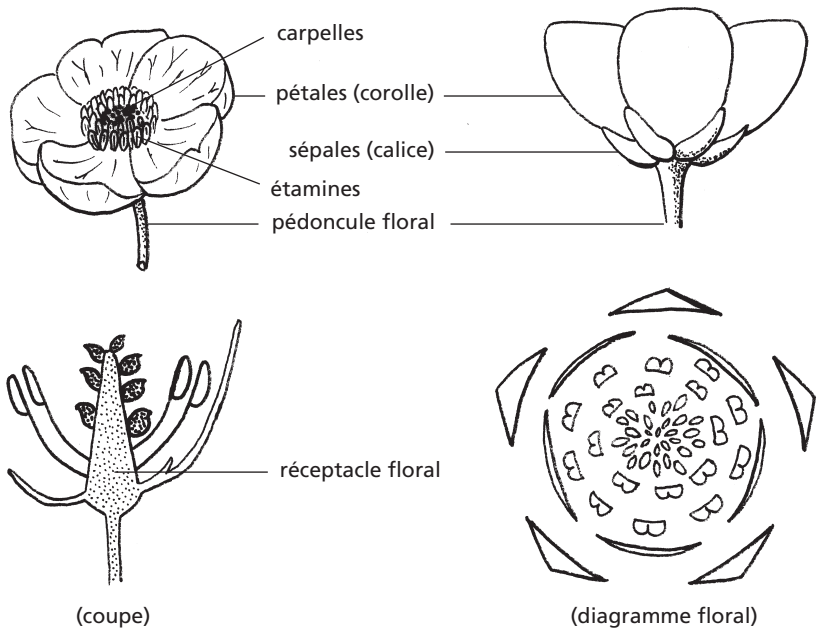


Figure 5.9 La fleur de renoncule.

La fleur de bouton-d'or présente un calice à 5 sépales (S) libres verdâtres et une corolle à 5 pétales (P) libres et de couleur… jaune d'or. Les sépales et les pétales alternent et sont disposés sur deux verticilles. Au centre, les étamines (E) et les carpelles (C) sont disposés en spirale.

b) Pièces fertiles

➤ Étamines

Les étamines sont constituées d'un filet liant l'anthère au réceptacle floral (figure 5.10a). L'anthère comporte deux **loges** polliniques reliées par le connectif prolongeant le filet. À maturité, chaque loge est issue de la fusion de deux **sacs** polliniques (figure 5.10c).

Nous verrons plus loin que l'étamine est un microsporange mais certains auteurs considèrent que chaque sac pollinique peut être individuellement considéré comme un microsorange.

➤ Carpelles

Morphologiquement, chaque carpelle comme celui de la renoncule montre trois parties : l'**ovaire** renflé surmonté du **style** filiforme, lui-même terminé par le **stigmate** (figures 5.10b et d). L'anatomie de l'ovaire révèle une **cavité ovarienne** (ou loge ovarienne) renfermant un **ovule** anatrope (figure 5.13). L'ovule s'insère dans l'ovaire du carpelle au niveau du **placenta**. Nous verrons plus loin que l'ovule est un macrosporange.

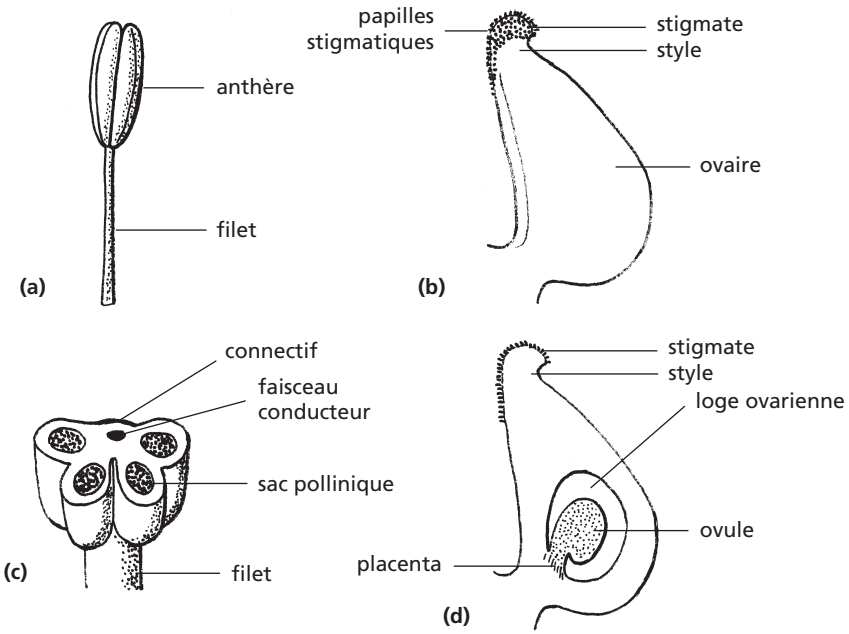


Figure 5.10 Les pièces fertiles de la fleur de renoncule.

(a) Les étamines. Elles sont toutes identiques ; le schéma en montre la face dorsale, c'est-à-dire, la face opposée à l'axe de la fleur. La coupe transversale **(c)** en montre les 4 sacs polliniques. **(b)** Les carpelles. Chez le bouton-d'or, le gynécée est constitué de carpelles libres, c'est-à-dire, non soudés entre eux. Chez de nombreuses espèces, le gynécée est gamocarpellé ou syncarpe : les carpelles sont soudés entre eux par les ovaires mais la soudure peut être plus poussée et affecter les styles et les stigmates.

c) Différents types de sexualité chez les angiospermes

Les angiospermes sont en majorité **hermaphrodites à fleurs bisexuées** (75 %) mais d'autres cas existent. Leur génome comporte les allèles permettant la réalisation des deux sexes.

Chez les angiospermes **monoïques** (20 %), la plante est hermaphrodite mais elle porte des fleurs mâles et des fleurs femelles séparées (ex. : Fagacées comme le hêtre et le chêne, bétulacées comme le bouleau, poacées comme le maïs). Cependant, toutes les fleurs passent par un stade de développement bisexué avant de devenir mâles ou femelles.

Voir chapitre 8, figure 8.17

Chez les angiospermes **dioïques** (5 %) existent des pieds mâles à fleurs mâles et des pieds femelles à fleurs femelles distincts (ex. : ortie, bryone, mercuriale annuelle, peuplier…) ; le sexe génétique y est déterminé par des chromosomes sexuels X et Y (hétérochromosomes). Dans le cas le plus simple, la présence du chromosome Y détermine le sexe mâle alors que dans d'autres, c'est le rapport autosomes/hétérochromosomes qui est déterminant.

5.2.2 La fleur forme les gamétophytes

Alors que chez les filicophytes le gamétophyte (ou prothalle) est une génération libre et indépendante de la plante feuillée, chez les angiospermes, les gamétophytes se forment sur la plante feuillée dans la fleur.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

a) Le pollen est le gamétophyte mâle

➤ Organisation de l'anthère

Voir « l'anthère jeune », TP11, figure TP11.2b

L'étude histologique de l'anthère jeune révèle de l'extérieur vers l'intérieur :

- un épiderme ;
- une assise mécanique dont les cellules possèdent un épaississement pariétal lignifié en U, (sauf au niveau d'une ligne de fragilité appelée ligne de déhiscence) ;
- une assise transitoire (mince assise cellulaire) ;
- une assise nourricière ou tapis ;
- un tissu sporogène constitué de cellules mères jointives.

Comme toutes les cellules de la plante, les cellules des étamines sont diploïdes y compris les cellules mères.

Voir « les grains de pollen », TP11, figure TP11.2c

Chez l'anthère à maturité, les deux sacs polliniques de chacune des deux loges polliniques ont fusionné ; l'assise transitoire et le tapis nourricier ont disparu et les cellules mères ont laissé la place à des grains de pollen.

➤ Structure du grain de pollen

Le grain de pollen est fait de deux cellules haploïdes de tailles très inégales : la **cellule végétative** — de grande taille — et la **cellule reproductrice** de petite taille incluse dans la plus grande. La cellule reproductrice est aussi appelée **cellule spermatogène** et **cellule générative**. Le grain de pollen présente une double paroi : la couche interne (**intine**) mince est surtout cellulosique alors que la couche externe (**exine**) plus épaisse est constituée de **sporopollénine** et de protéines (glycoprotéines). Cette paroi comporte des **pores** (ou apertures). Ce ne sont pas de véritables orifices : à ce niveau, l'intine est plus épaisse mais l'exine est discontinue et amincie (figure 5.11).

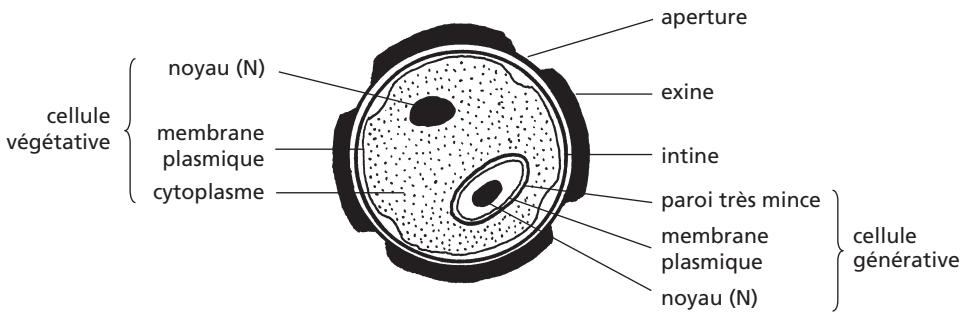


Figure 5.11 La structure du grain de pollen.

Le pollen est en général formé de 2 cellules (pollen bicellulaire). La plus grosse cellule (cellule végétative) possède une paroi à double couche (exine et intine) et elle englobe la plus petite dite cellule générative qui est dotée d'une paroi très mince. À la différence de la cellule générative, la cellule végétative est riche en organites.

À maturité, le grain de pollen est déshydraté, chargé en réserves, en vie ralentie et sa longévité va de quelques heures à la centaine de jours selon l'espèce.
Ultérieurement, la cellule spermatogène formera par mitose les deux **gamètes mâles**.

➤ Formation du grain de pollen : la méiose et les microspores

Dans l'anthère jeune, le **tissu sporogène** contient de nombreuses cellules mères (2N) qui vivent leur méiose. Ces méiospores de petite taille sont appelées **microspores** ; elles sont groupées par quatre formant ainsi des tétrades (figure 5.12 et figure TP11.4).
Chaque microspore (N) est à l'origine d'un grain de pollen. Les cellules du tapis synthétisent et libèrent les constituants de l'exine (cellulose, sporopollénine, protéines) alors que la microspore met en place l'intine. Pendant ce temps, chaque microspore (N) vit une **mitose post-méio-**

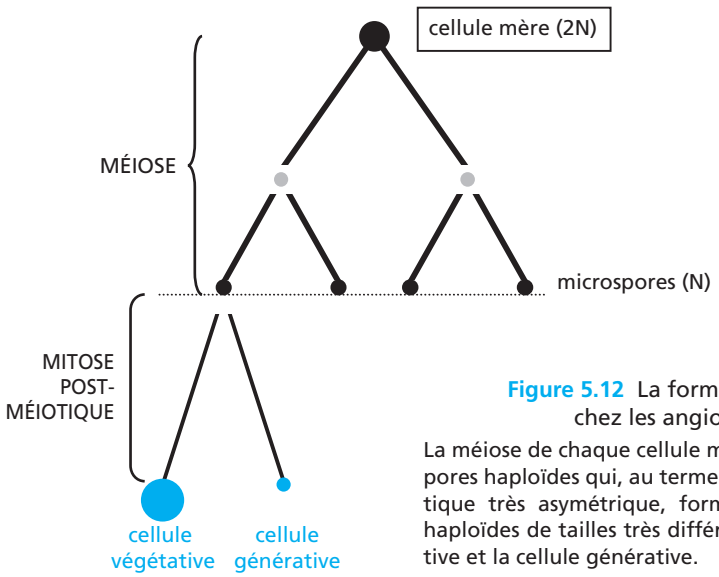


Figure 5.12 La formation du pollen chez les angiospermes.

La méiose de chaque cellule mère (2N) forme 4 microspores haploïdes qui, au terme d'une mitose post-méiotique très asymétrique, forment chacune 2 cellules haploïdes de tailles très différentes : la cellule végétative et la cellule générative.

tique très inégale formant un couple de cellules haploïdes : la plus petite, presque dépourvue de paroi, est au final contenue dans la plus grosse. Ce couple de cellules haploïdes est le futur grain de pollen.

Il y a donc 4 fois plus de grains de pollen formés que de cellules mères initialement présentes.

➤ Place du pollen et de l'étamine dans la reproduction sexuée des angiospermes

Le grain de pollen est constitué de deux cellules haploïdes et il est formé par la mitose post-méiotique d'une méiospore (microspore). Il correspond à l'haplophase et nous verrons qu'il est à l'origine de deux gamètes mâles ; il a donc valeur de **gamétophyte mâle**.

L'étamine formée dans la fleur par la plante feuillée est constituée de cellules diploïdes et elle forme par méiose des méiospores (microspores) ; elle a donc valeur de **microsporange**.

b) Le sac embryonnaire est le gamétophyte femelle

➤ Localisation du sac embryonnaire

Le sac embryonnaire est situé dans l'ovule, lui-même localisé dans l'ovaire du carpelle (figures 5.10b et d). L'ovule des angiospermes est porté par un axe (le **funicule**) inséré sur le placenta. En surface, les deux **téguments** sont interrompus au niveau d'un orifice (le **micropyle**). Ils recouvrent le **nucelle** dans lequel est logé le **sac embryonnaire**.

Il existe différents types d'ovules chez les angiospermes (figure 5.13) : l'ovule campylotrope, l'ovule anatrope et l'ovule orthotrope, de loin le moins fréquent chez les angiospermes.

Comme toutes les cellules de la plante, les cellules de l'ovule sont diploïdes à l'exception de celles du sac embryonnaire dont les noyaux sont haploïdes.

➤ Structure du sac embryonnaire

Le sac embryonnaire est un massif de sept cellules dotées de noyaux haploïdes (figure 5.14).

Le pôle micropylaire est occupé par un groupe de trois cellules : deux synergides et une oosphère.

Les synergides sont des cellules vacuolisées riches en organites (mitochondries, dictysomes) et actives. Du côté micropylaire, elles sont remarquables par leur paroi, de nature polysaccharidique, différenciée en un appareil filiforme constitué par des expansions pariétales digitiformes très irrégulières bordées de plasmalemme et plongeant dans la cellule ; il peut s'étendre sur plus d'un tiers de la hauteur cellulaire. D'autre part, au contact de l'oosphère et de la cellule centrale, il existe des zones dépourvues de paroi cellulaire.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

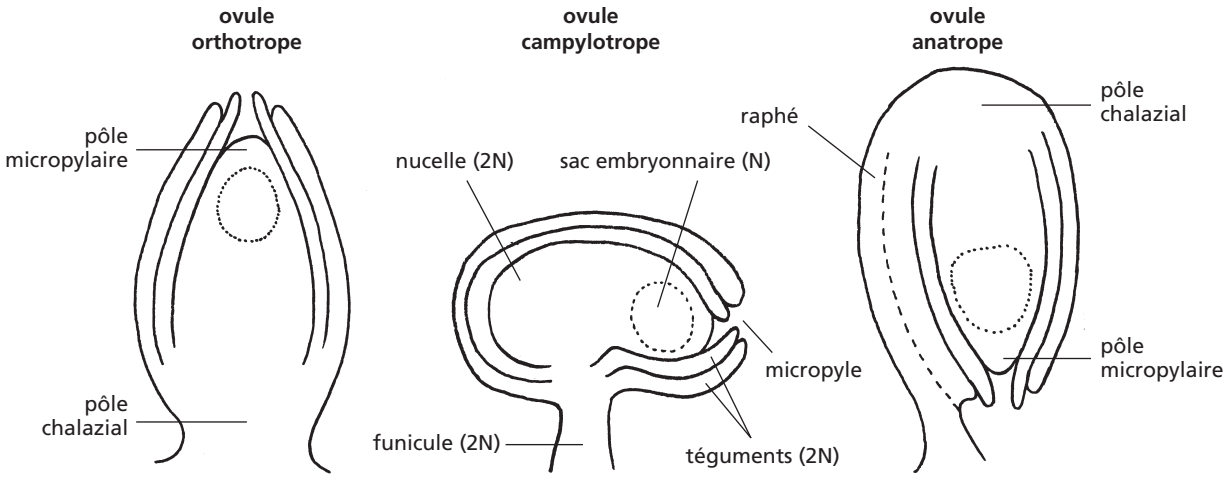


Figure 5.13 Les différents types d'ovules.

L'ovule est porté par le funicule implanté au niveau du placenta de l'ovaire. Les 2 téguments interrompus au niveau du micropyle recouvrent le nucelle qui contient le sac embryonnaire. Chez l'ovule anatrope, le raphé est la zone où le funicule et les téguments sont soudés. Les cellules des téguments et du nucelle sont diploïdes (2N) comme toutes celles de la plante. Les noyaux des cellules du sac empryonnaire sont haploïdes (N)

L'oosphère est une cellule peu active au cytoplasme souvent riche en réserves (amyloplastes, globules lipidiques, protéines).

À l'opposé du micropyle (pôle chalazial), les 3 antipodes sont des cellules de petite taille. Initialement haploïdes, elles sont souvent polyploïdes. À maturité, leur paroi commune avec la cellule centrale disparaît mais elle s'épaissit irrégulièrement du côté du nucelle, évoquant celle d'une cellule de transfert. Ce sont des cellules très actives qui assurent la dégradation des cellules du nucelle et le transfert de substances nutritives du nucelle au sac embryonnaire.

Voir chapitre 3, encart 3.4

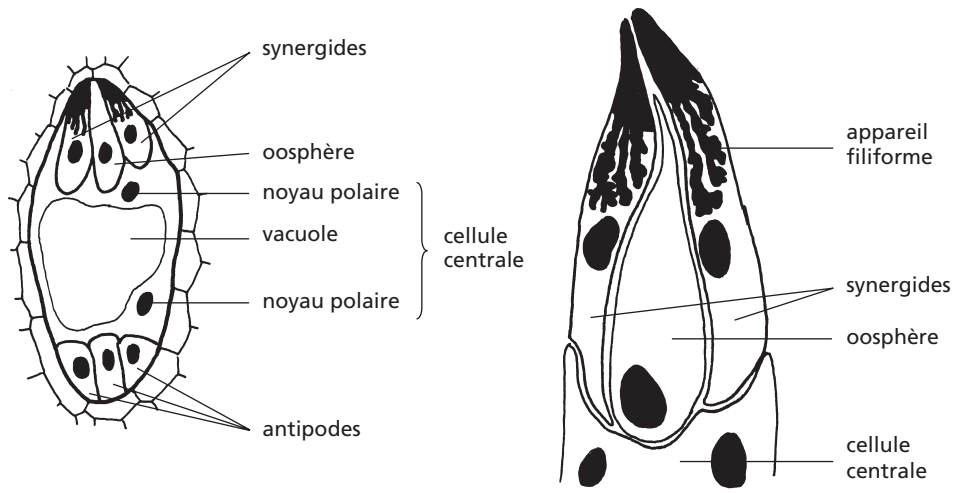


Figure 5.14 Schéma de sac embryonnaire de type polygonum.

Les 8 noyaux cellulaires haploïdes sont répartis dans 7 cellules ; la cellule centrale renferme 2 noyaux. Le pôle micropylaire comporte 3 cellules : 2 synergides et une oosphère.

Le centre est occupé par une grande cellule binucléée à large vacuole : la **cellule centrale**. Nous verrons plus loin (§ 5.2.4) que l'oosphère et la cellule centrale jouent le rôle de **gamètes femelles** mais ceux-ci auront des destinées bien différentes (§ 5.2.5).

➤ Formation du sac embryonnaire de type polygonum

Au sein du nucelle, une cellule diploïde proche du micropyle vit sa méiose. Au terme de cette méiose sont produites quatre **macrospores** haploïdes (aussi appelées mégaspores). Des quatre macrospores formées, les trois plus proches du micropyle dégénèrent. L'unique macrospore restante vit **trois mitoses post-méiotiques** aboutissant à la formation d'un massif cellulaire à huit noyaux haploïdes répartis dans les sept cellules formant le sac embryonnaire (figure 5.15).

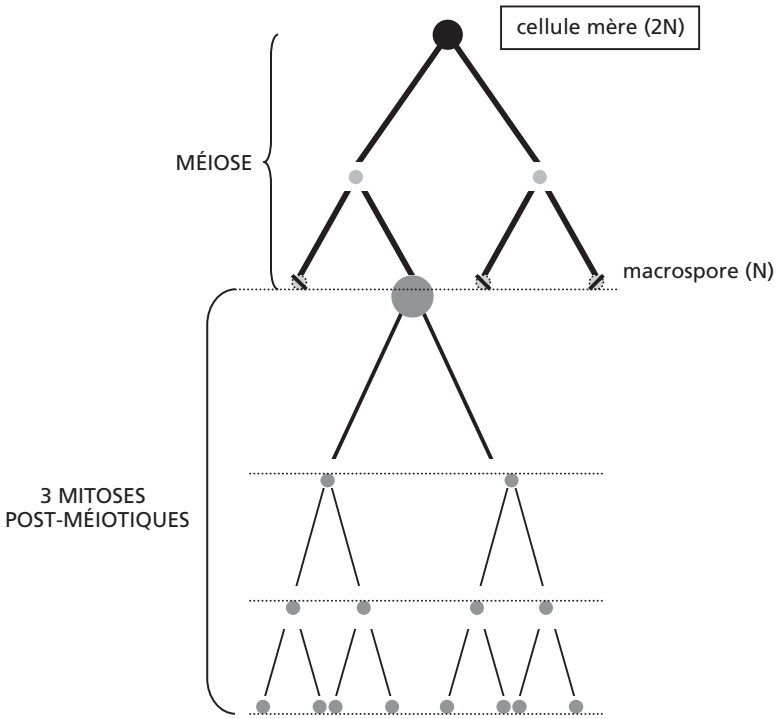


Figure 5.15 La formation du sac embryonnaire.

Le nucelle est formé de cellules diploïdes dont une cellule mère. Celle-ci vit sa méiose et forme 4 méiospores dont une seule subsiste ; elle est appelée macrospore ou mégaspore. Cette macrospore est une cellule haploïde ; elle vit trois mitoses post-méiotiques donnant naissance à huit noyaux haploïdes répartis en 7 cellules dans le cas le plus fréquent (sac embryonnaire de type polygonum).

Remarque : le sac embryonnaire présenté ici est le plus fréquent puisque présent chez 80 % des angiospermes ; il est dit **sac monosporique** car formé à partir d'une seule méiospore et de type *polygonum* car décrit chez cette plante mais il existe d'autres types de sacs embryonnaires (sac bisporique, sac tétrasporique) selon qu'ils sont formés à partir de deux ou de quatre méiospores.

➤ Place du sac embryonnaire et de l'ovule dans la reproduction sexuée des angiospermes

Le sac embryonnaire est constitué de cellules à noyaux haploïdes et il est formé par trois mitoses post-méiotiques d'une méiospore (macrospore). Il correspond à l'haplophase et nous verrons plus loin qu'il renferme deux gamètes femelles ; il a donc valeur de **gamétophyte femelle**.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

L'ovule formé dans la fleur par la plante feuillée est constitué de cellules diploïdes et il forme par méiose une méiospore (macrospore) ; il a donc valeur de **macrosporange**.
En résumé, la fleur des angiospermes renferme les sporanges (étamines et ovules) où sont produits les gamétophytes (pollen et sac embryonnaire). Elle a donc un rôle protecteur pour ces derniers. Cependant, la fécondation suppose la rencontre des gamètes. Nous allons voir que celle-ci est précédée par le transport du pollen – la pollinisation – et que la fleur joue là un rôle essentiel.

5.2.3 La pollinisation est indispensable à la fécondation

C'est le transport du pollen produit par une fleur sur le stigmate d'un carpelle de même espèce. La pollinisation nécessite la déhiscence des anthères.

a) Déhiscence des anthères : libération des grains de pollen

La déhiscence d'une anthère (figure TP11.3) est due au fonctionnement de l'**assise mécanique**. La déshydratation de ses cellules provoque la rétraction du cytoplasme de chaque cellule ; ces déformations élémentaires cumulées conduisent à la courbure vers l'extérieur de l'assise mécanique et à la **déchirure** de la paroi de l'anthère au niveau d'une zone de fragilité : la **ligne de déhiscence**. La masse des grains de pollen est alors exposée et ils sont dispersables. Selon que les anthères s'ouvrent vers l'extérieur ou vers l'intérieur de la fleur du côté du pistil, les étamines sont dites extrorses ou introrses.

b) Modes de pollinisation : autogamie et allogamie

➤ Étude de l'exemple de la violette (*Viola odorata,* violariées)

Les violettes (figure 5.16) sont des plantes herbacées présentant deux types de fleurs. Les fleurs bien connues, violettes et parfumées, s'épanouissent tôt au printemps. Elles sont pollinisées par des insectes hyménoptères qui assurent le transport du pollen de fleur en fleur. La fécondation est donc le plus souvent assurée par le pollen venant d'autres fleurs : il y a fécondation croisée ou **allogamie**. D'autres fleurs plus discrètes sont formées en été ; elles passent inaperçues au ras du sol à la base des feuilles. Ces fleurs verdâtres au périanthe réduit ne s'ouvrent pas (**fleurs cléistogames**) de sorte que la fécondation est assurée par leur propre pollen ; il y a autofécondation ou **autogamie**.

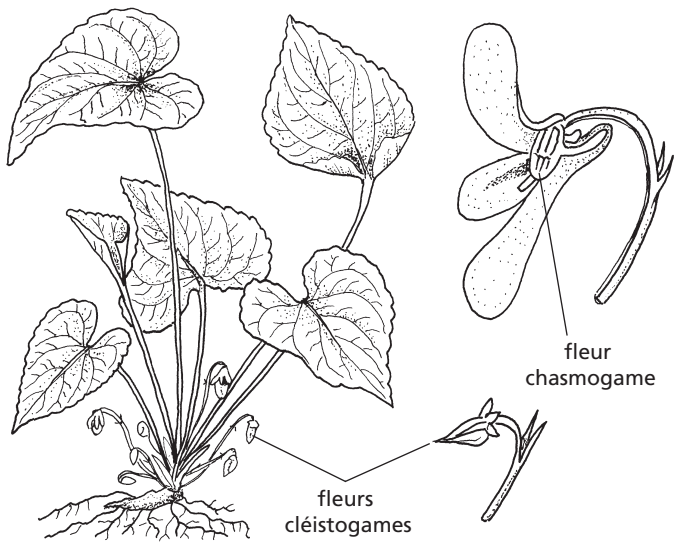


Figure 5.16 Les fleurs de violette.
Chez la violette, les fleurs cléistogames discrètes succèdent aux odorantes fleurs chasmogames du printemps.

➤ Autogamie (ou autopollinisation)

On appelle autogamie l'union de deux gamètes issus du même pied donc du même génome. Bien que d'une apparente simplicité, l'autogamie n'est pas fréquente.

Elle est bien connue chez des fabacées comme le pois, le haricot dont les étamines et le pistil sont enclos dans la carène de la fleur qui reste fermée à tout apport extérieur de pollen. Ces plantes aux fleurs pourtant bien visibles ne doivent donc pas leur fécondation à des insectes pollinisateurs.

Un autre type d'autogamie est illustré par ***Arabidopsis thaliana*** (brassicacées ou crucifères). Ses fleurs sont de petite taille, de couleur discrète (blanc pâle) et n'émettent pas d'odeur ; elles ne sont donc pas attractives et peu ou pas visitées par les insectes. De plus, les anthères sont à déhiscence introrse et la quantité de pollen formé est faible (ratio pollen/ovule bas). Le pollen de la fleur suffit pour assurer la fécondation.

Ces caractéristiques sont généralisables aux autogames à fleurs discrètes.

➤ Allogamie (ou allopollinisation)

On appelle allogamie l'union de deux gamètes issus de deux pieds différents donc de deux génomes différents. C'est de loin le cas le plus fréquent chez les angiospermes.

Angiospermes dioïques et angiospermes dichogames

L'allogamie est la règle chez les **angiospermes dioïques** (5 % des angiospermes) comme l'ortie, le lychnis, la mercuriale annuelle. Elle l'est aussi chez les **angiospermes dichogames** chez lesquelles les maturités sexuelles mâle et femelle sont décalées dans le temps : le stigmate est réceptif avant ou après la maturité des anthères. C'est le cas des espèces protandres chez lesquelles la maturité mâle précède la maturité femelle (cas des campanulacées, photo 3, cahier couleur p. 1 et nombreuses lamiacées et scrofulariacées) et des espèces protogynes chez lesquelles la maturité femelle précède la maturité mâle (Arum – voir figure 5.20 et photos 1 et 2, cahier couleur p. 1 – et Aristoloche). Dans toutes ces situations, la fécondation ne peut être assurée que par du pollen venant d'une autre fleur.

Herchogamie

Chez certaines angiospermes, il existe dans la fleur un obstacle anatomique empêchant l'autogamie et donc imposant l'allogamie. C'est le cas des orchidacées du genre *Orchis*. Les fleurs d'*Orchis* (figure 5.17) présentent un **gynostème** constitué par l'association d'une étamine et de trois stigmates : deux stigmates fertiles et un stigmate au tissu stérile (le **rostellum**). L'étamine est formée de deux pollinies dont le pollen, bien que très proche, ne peut atteindre les deux stigmates fertiles car le rostellum leur fait écran. La fécondation est obligatoirement assurée par un allopollen déposé par un insecte (pollinisation entomophile).

Auto-incompatibilités physiologiques et génétiques

Chez de nombreuses angiospermes allogames, le pollen déposé sur le stigmate peut très bien provenir de la fleur ou d'une autre fleur de la même plante, nous verrons plus loin (chapitre 8) qu'il existe aussi des obstacles physiologiques et génétiques à l'autogamie (auto-incompatibilité gamétophytique et autoincompatibilité sporophytique).

c) Stratégies de pollinisation et agents pollinisateurs

Chez les angiospermes allogames, le transport du pollen de fleur à fleur est assuré par des agents de pollinisation ou vecteurs de pollinisation.

➤ Anémogamie (pollinisation anémophile)

Les céréales (poacées) sont des plantes anémophiles dont les fleurs (figure 5.18) discrètes, verdâtres et inodores sont groupées en épis et présentent deux stigmates plumeux et trois étamines flexueuses exposées à la surface de l'épi. La déhiscence des anthères libère le pollen qui est transporté par le vent parfois à très grande distance. Au gré des caprices du vent, il peut être réceptionné sur les stigmates d'autres fleurs de blé.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

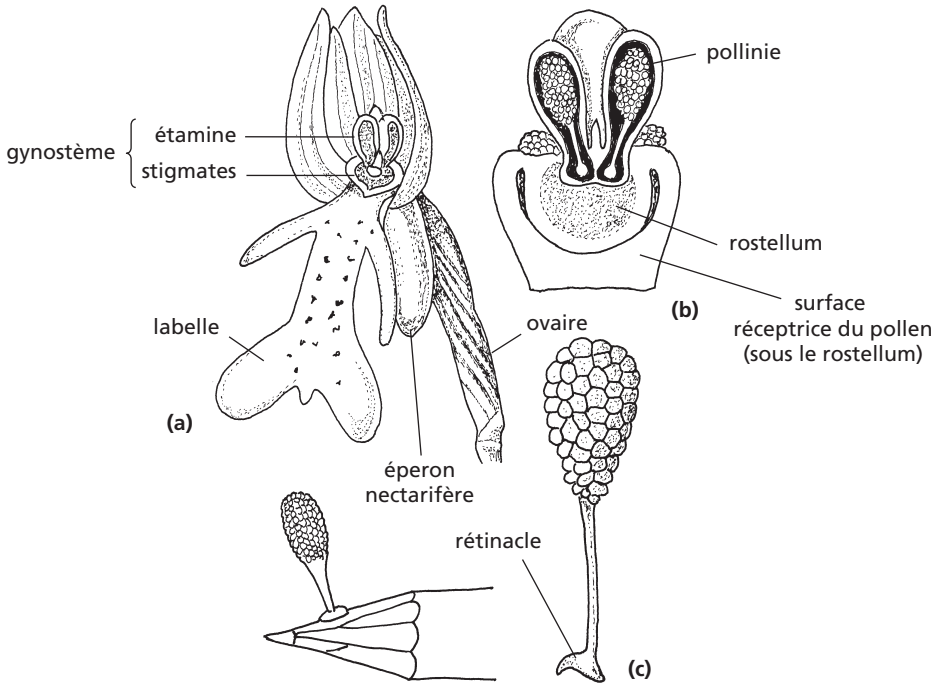


Figure 5.17 La fleur d'orchis (*Orchis militaris).*

(a) vue générale de la fleur ; **(b)** vue de détail du gynostème et **(c)** vue de détail d'une pollinie. La base des pollinies (ou rétinacle) est collante.

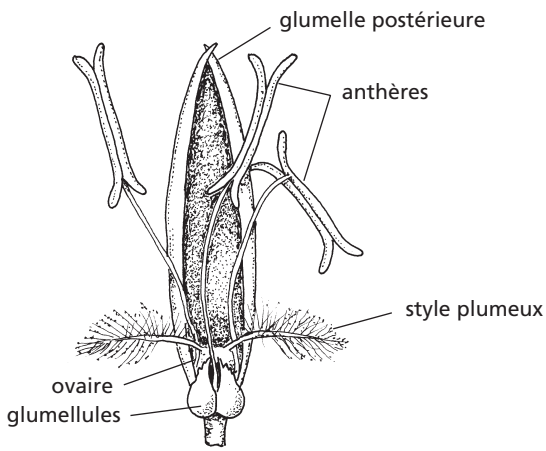


Figure 5.18 La fleur de poacées (*Festuca elatior*).

Fleur anémophile montrant un style plumeux surmontant l'ovaire et des anthères au filet flexueux pendantes au vent (seule la glumelle postérieure est représentée).

Cet exemple permet de dresser un portrait général des espèces anémophiles. Elles ont des fleurs discrètes, souvent groupées en inflorescences, dont les étamines sont pendantes, exposées au vent et les stigmates forment une grande surface réceptrice. Leur pollen est de petite taille (10 à 15 micromètres), léger, à surface lisse (exine peu ornementée) et il est produit en grande quantité (ex. : 1 pied de maïs produit en moyenne 50 millions de grains de pollen alors que 1 000 sont suffisants pour polliniser tous les ovules d'un pied !). Les pertes en pollen sont énormes mais la quantité de pollen libéré compense le côté aléatoire de la rencontre pollen-stigmate.

Les herbacées (poacées, cypéracées, joncacées) dont les fleurs sont groupées en épis et les arbres forestiers (bétulacées comme le noisetier, fagacées comme le châtaigner) dont les fleurs sont groupées en chatons ont une pollinisation anémophile.

➤ Hydrogamie (pollinisation hydrophile)

La majorité des espèces d'angiospermes aquatiques produit des fleurs aériennes : fleurs de renoncules aquatiques et de nénuphars pour citer les plus connues. Leur pollinisation est assurée par des insectes (voir ci-dessous).

La véritable hydrogamie est rare. Elle est connue chez des monocotylédones marines (zostères, posidonies) formant les herbiers littoraux des côtes atlantique et méditerranéenne. La déhiscence des anthères est réalisée sous la surface et le transport du pollen est assuré par l'eau. La réception du pollen par un stigmate est donc aléatoire et les pertes sont élevées ; la forme du pollen — long et flexueux — et la grande dimension du stigmate en augmentent la probabilité.

En eau douce, la vallisnérie adopte une autre stratégie. Cette espèce dioïque vit immergée. Les fleurs femelles portées par de longs pédoncules s'épanouissent en surface où elles étalent leurs stigmates à la surface de l'eau. Les fleurs mâles sont groupées en inflorescences formées près du fond. À maturité des anthères, elles se détachent, montent en surface et y flottent librement jusqu'à entrer en contact avec une fleur femelle. C'est à la faveur de ces contacts que le pollen est déposé sur le stigmate.

➤ Zoogamie (pollinisation zoophile)

Des exemples sont connus de pollinisation par des mammifères (chauves-souris pollinisatrices de baobab à Madagascar) et par des oiseaux nectarivores (colibris) mais l'impact de ces pollinisateurs est réduit comparé à celui des insectes.

L'essentiel de la pollinisation est ici assuré par les insectes (**entomogamie**) : 90 % des espèces d'angiospermes sont entomophiles

Fleurs et pollen des espèces entomophiles

Il s'agit le plus souvent de fleurs aux couleurs vives, odorantes et attractives par leur nectar produit par des dispositifs sécréteurs situés dans les fleurs : les **nectaires**.

Le pollen de grande taille (200 à 250 micromètres), dense, présente une exine très ornementée et il est revêtu d'un liant pollinique visqueux permettant l'accrochage ou l'adhésion aux soies des insectes. Comparativement aux espèces anémogames, il est produit en faible quantité mais le ratio pollen/ovules est élevé.

Principaux insectes pollinisateurs

Ce sont des insectes (TP3) appartenant principalement aux ordres des **diptères** (mouches), **lépidoptères** (papillons) et surtout **hyménoptères** (abeilles et bourdons) ; ils véhiculent le pollen de fleurs en fleurs accroché ou collé à leurs soies.

La perception des fleurs entomophiles par les insectes pollinisateurs se fait par la **couleur** et l'**odeur.**

Généralement, ces fleurs possèdent des pétales colorés en jaune ou en orange (caroténoïdes) en bleu, rouge, pourpre ou rose (anthocyanes) mais les insectes comme l'abeille n'ont pas la même perception des couleurs que les humains : l'abeille voit dans l'ultraviolet mais pas dans le rouge et la fleur rouge du coquelicot lui apparaît noire.

Les insectes ont une chimiosensibilité très développée et sont très sensibles à des composés volatils émis par les fleurs : des terpènes comme le géraniol du rosier et le limonène du citronnier, des composés phénoliques comme la vanilline des Orchidacées.

Que recherchent les insectes pollinisateurs ?

Pollen et nectar sont deux sources de **nourriture** activement recherchées par les butineurs. Le nectar est sécrété par les nectaires, tissus sécréteurs reliés au phloème et localisés le plus souvent à la base des étamines ou des pétales. C'est un liquide incolore, sucré, contenant jusqu'à 50 % de sucres — saccharose, glucose et fructose — mais aussi des acides aminés, des protéines, des sels minéraux et des vitamines. C'est un **aliment énergétique**. Abeilles et bourdons le stockent dans le nid ; là, sous l'effet de la chaleur du nid et des enzymes digestives ajoutées par les insectes, il se concentre et évolue en miel.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Le pollen est une source de sels minéraux mais c'est surtout une source de **protéines** ; il en contient jusqu'à 30 % pour 0 à 15 % de sucres libres. En association avec du miel et diverses sécrétions, il constitue le mélange formé par les ouvrières pour nourrir les larves.
D'autres insectes recherchent un partenaire sexuel (voir ci-dessous) ou un lieu de ponte.

Exemples d'adaptations angiospermes – insectes
Plusieurs exemples démonstratifs permettent d'apprécier les adaptations réciproques unissant les Insectes pollinisateurs et les angiospermes.

- Cas de la sauge des prés (*Salvia pratensis*, lamiacées – figure 5.19)

Dans cette fleur à corolle tubulaire, le filet des étamines présente à sa base un dispositif (charnière) permettant leur bascule sous la pression d'un insecte butineur. Celui-ci pénètre dans la fleur et s'y enfonce pour atteindre les nectaires. La bascule des étamines les amène au contact du dos de l'insecte. Ce dernier repartira donc vers une autre fleur le dos couvert de pollen dont il laissera quelques grains sur le stigmate de la fleur suivante.

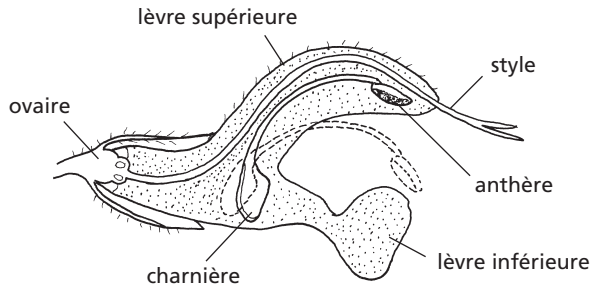


Figure 5.19 La fleur de sauge (coupe longitudinale).
L'ovaire est surmonté du style plaqué sous la lèvre supérieure. Quand l'insecte pollinisateur pénètre dans le tube de la corolle, il pousse la charnière et fait basculer les anthères qui viennent au contact du dos de l'insecte et y déposent leur pollen.

- Cas de l'**arum** (aracées – figure 5.20 et photos 1 et 2, cahier couleur p. 1)

Son inflorescence (ou spadice) est entourée d'une collerette : la spathe. La base du spadice regroupe des fleurs mâles et des fleurs femelles mais il existe un décalage entre la maturité des étamines et la réceptivité des stigmates : la plante est protogyne. Lors de la floraison, la massue du **spadice** est le siège d'un fort métabolisme d'où une émission de **chaleur** et d'**odeurs** (ammoniac) attractives pour les insectes pollinisateurs. L'insecte — chargé du pollen d'une inflorescence visitée précédemment — pénètre dans une autre inflorescence et pollinise les fleurs femelles alors à maturité (stigmates réceptifs) mais il ne peut en ressortir : les fleurs stériles raides s'y opposent. L'insecte ne quittera cette inflorescence que plus tard. Les fleurs mâles alors à maturité auront libéré leur pollen et les fleurs stériles raides auront flétri ouvrant le passage et libérant l'insecte chargé de pollen pour d'autres destinations.
Pour ces deux exemples, il est juste de parler ici de fleurs pièges et d'inflorescence piège.

- Cas des orchidacées du genre **ophrys**

Les fleurs d'ophrys, à la différence des *Orchis*, ne possèdent pas d'éperon nectarifère mais leur **labelle** large et aplati possède une tache centrale entourée de poils dont les couleurs et la disposition miment l'abdomen d'une femelle d'insecte ; de plus, la fleur émet l'odeur de cette femelle (phéromone sexuelle). Un mâle attiré par cette fleur tente un accouplement voué à l'échec (**pseudocopulation**) mais il repart vers une autre fleur avec les pollinies collées sur son front. Là, une nouvelle tentative toute aussi infructueuse permet le dépôt des pollinies sur les stigmates fertiles assurant ainsi la pollinisation. Cependant, au bout de quelques tentatives, l'insecte ne s'y trompe plus et seuls les jeunes mâles inexpérimentés se révèlent des pollinisateurs efficaces. L'association est souvent spécifique : une espèce d'insecte pollinise une espèce d'Ophrys. L'ophrys miroir (*Ophrys speculum*) n'est pollinisé que par un gros hyménoptère (*Campsocolia ciliata*) et l'ophrys brun (*Ophrys fusca*) n'est visité que par deux espèces d'abeilles du genre *Andrena*. Dans cette relation, la fleur joue le rôle de leurre sexuel et le mâle leurré celui de dupe.
Ces divers exemples montrent que les angiospermes et les Insectes pollinisateurs vivent en étroite relation et ne peuvent pas évoluer l'un sans l'autre ; on parle alors de **co-évolution**.

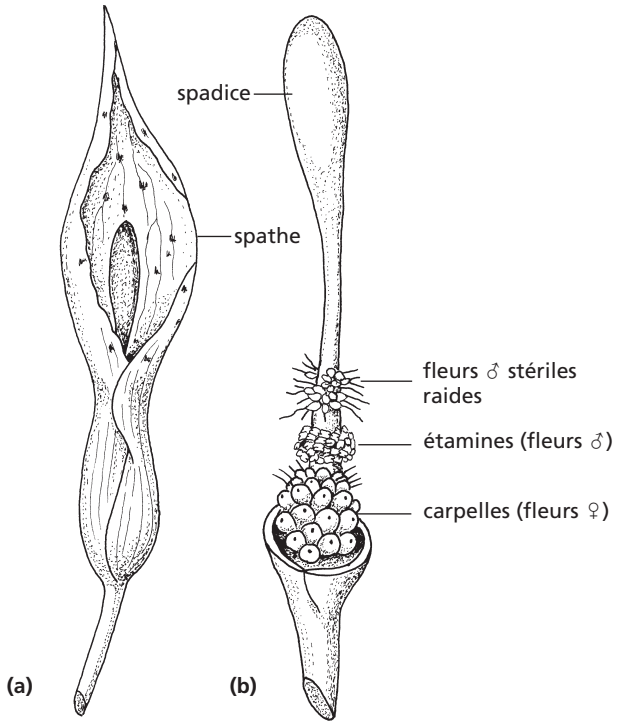


Figure 5.20
L'inflorescence d'arum.

Vue générale avec la spathe **(a)** et après enlèvement de la spathe **(b)**. Le spadice porte à sa base les fleurs femelles réduites au carpelle, les fleurs mâles réduites aux étamines et les fleurs stériles raides (cahier couleur p. 1, photos 1 et 2).

5.2.4 Fécondation chez les angiospermes

Voir chapitre 8, § 8.2.3

La fécondation succède à la pollinisation ; elle nécessite la réception du grain de pollen sur le stigmate d'un carpelle mais aussi la compatibilité génétique du pollen et du stigmate. Quand toutes ces conditions sont réunies, la fécondation peut se dérouler.

a) Siphonogamie

Le grain de pollen germe sans délai et permet la formation du tube pollinique qui amène les gamètes mâles à proximité immédiate du sac embryonnaire donc des gamètes femelles.

➤ Trajet de tube pollinique et mitose gamétogène

Le tube pollinique est formé par la cellule végétative ; il est délimité par l'intine doublée du plasmalemme. Il fait saillie par l'une des apertures et s'allonge progressivement en quelques heures au sein des tissus du stigmate et du style puis il s'engage dans la loge ovarienne et progresse sur sa face interne. Enfin, il pénètre dans l'ovule par le micropyle et il s'insinue entre les cellules du nucelle jusqu'à atteindre les synergides du sac embryonnaire. Pendant la progression du tube pollinique, la cellule reproductrice forme par mitose deux gamètes mâles dépourvus de paroi : c'est la **mitose gamétogène**. Ces deux gamètes mâles seront libérés à l'intérieur du sac embryonnaire.

Les gamètes mâles ne sont donc jamais en contact avec le milieu extérieur et c'est un tube (ou **siphon)** qui les achemine jusqu'au sac embryonnaire. Ce type de fécondation est appelé **siphonogamie** (figure 5.21).

> ***Remarque :*** si chez 70 % des angiospermes, le pollen est bicellulaire, chez les autres angiospermes, il est tricellulaire dès sa maturité dans l'anthère car la mitose gamétogène s'est déroulée très précocement : la cellule spermatogène s'est déjà divisée et a formé les deux gamètes mâles (ex. : nombreuses brassicacées, opiacées, astéracées, poacées).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

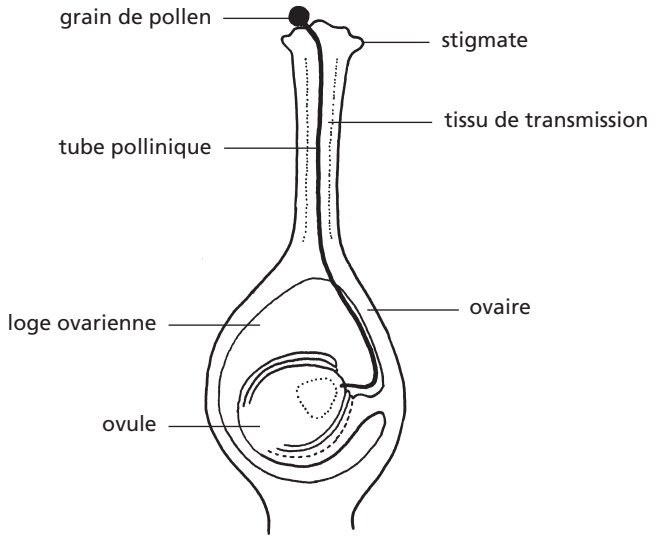


Figure 5.21 La siphonogamie et le trajet du tube pollinique.

Sur cette figure, le tube pollinique apparaît sous la forme d'un trait épais mais il ne faut pas oublier que seule l'extrémité en croissance est vivante. Quand elle pénètre dans l'ovule, les parties amont sont mortes.

➤ Conditions de germination du grain de pollen

Dès qu'il est déposé sur le stigmate d'une fleur compatible, le grain de pollen s'hydrate. La surface du stigmate couverte d'un **gel hydrophile** glycoprotéique (mucilage) fournit l'eau qui est absorbée au niveau des apertures selon le gradient de potentiel hydrique décroissant. Le cytoplasme du grain de pollen gonfle et un court tube émerge sous l'effet de la turgescence. L'**hydratation** du pollen est donc indispensable à la reprise de l'activité métabolique et à la germination du pollen. Le tube pollinique pénètre dans le stigmate par attaque enzymatique de la paroi des cellules stigmatiques.

➤ Croissance et progression du tube pollinique

Le tube pollinique s'allonge par son extrémité distale (figure 5.22). À ce niveau, le noyau de la cellule végétative — accompagné des deux gamètes mâles issus de la mitose gamétogène — est entouré de cytoplasme riche en mitochondries et dictyosomes. C'est là que se concentre l'activité métabolique. En arrière, on observe un cytoplasme très vacuolisé. Périodiquement, la mise en place de bouchons de **callose** isole la partie distale du tube des parties situées en arrière de sorte que seule l'extrémité distale reste vivante et active. La croissance du tube pollinique est très rapide (1,5 à 3 mm/heure en moyenne mais jusqu'à 10 mm/heure chez le maïs).

➤ Conditions de la croissance du tube pollinique

Nutrition

La croissance du tube pollinique nécessite une intense activité métabolique : **synthèse** de cellulose et de composés pectiques pour l'intine, callose des bouchons, sécrétions enzymatiques (peactinases). Cette activité métabolique n'est pas possible sur les maigres réserves du grain de pollen. La nutrition du tube pollinique est pour l'essentiel assurée par les produits prélevés sur les cellules et tissus du style. Les parenchymes du style fournissent des sucres, des substrats (acides aminés), du calcium indispensable à l'édification de la paroi, du bore cofacteur indispensable à l'utilisation des métabolites. Ils fournissent également l'eau nécessaire à la **turgescence** et à l'élongation de l'extrémité du tube dont la progression entre les cellules du style et du nucelle est facilitée par les enzymes qu'elle sécrète (pectinases).

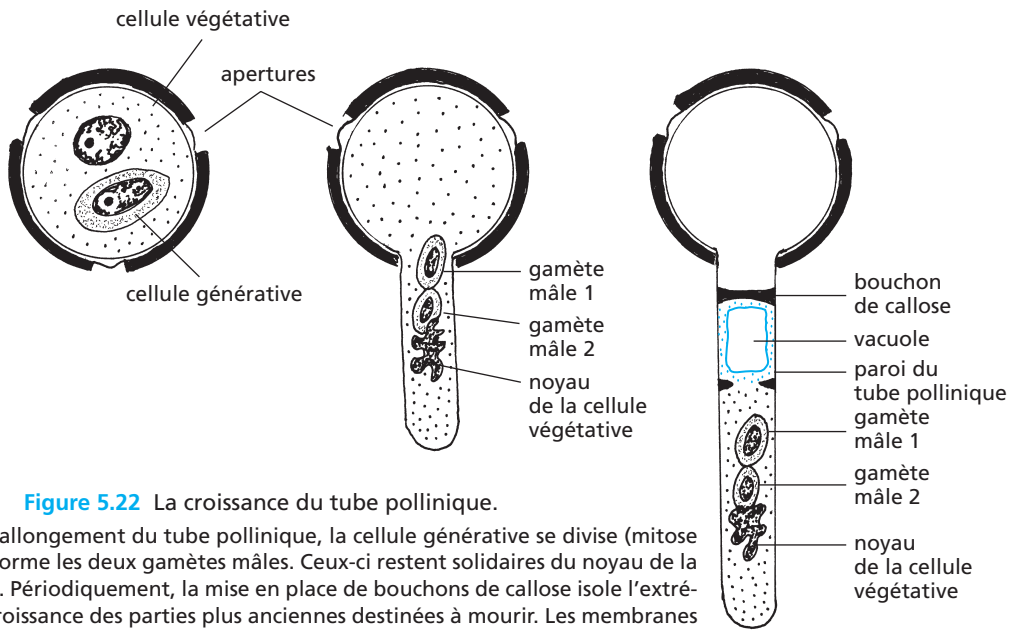


Figure 5.22 La croissance du tube pollinique.

Dès le début de l'allongement du tube pollinique, la cellule générative se divise (mitose gamétogène) et forme les deux gamètes mâles. Ceux-ci restent solidaires du noyau de la cellule végétative. Périodiquement, la mise en place de bouchons de callose isole l'extrémité vivante en croissance des parties plus anciennes destinées à mourir. Les membranes cellulaires adossées aux parois cellulaires ne sont pas représentées.

À maturité du carpelle, on constate une augmentation de l'intensité respiratoire dans le style et une hydrolyse de polysaccharides. Ainsi, le tube pollinique qui n'est qu'une extension du gamétophyte mâle vit en parasite des tissus du carpelle.

Guidage

Dans le style, la croissance du tube pollinique est orientée du stigmate vers l'ovule. On a longtemps pensé que ceci était dû à un chimiotropisme. Chez certaines espèces, le style est plein et le tube pollinique progresse dans les espaces intercellulaires du parenchyme axial. Ce parenchyme aux parois intercellulaires gélifiées est appelé **tissu de conduction** ou **tissu de transmission**. Chez d'autres, le style est creusé d'un canal axial et le tube pollinique progresse à sa surface. Dans les deux cas, le tube pollinique est guidé dans sa croissance par des interactions moléculaires entre la **vitronectine** de la matrice extracellulaire des tissus du style et un récepteur protéique de la paroi du tube pollinique relié au cytosquelette cortical.

> ***Remarque :*** La fécondation est sensible aux conditions météorologiques. Le gel tue les tissus et cellules hydratés tels que carpelle et tube pollinique. La pluie provoque une hydratation brutale et un éclatement du pollen réceptionné sur les stigmates. Une période de froid ou de pluie lors de la floraison des arbres fruitiers est néfaste à la formation des fruits (**nouaison**) ; un tel printemps est donc souvent annonciateur d'une année pauvre en fruits.

b) Double fécondation spécifique des angiospermes

➤ Double fécondation

L'extrémité du tube pollinique pénètre dans une des 2 synergides, traverse l'appareil filiforme et, au contact du cytoplasme, sa paroi terminale est lysée permettant ainsi la décharge des 2 gamètes mâles dans l'une des synergides. Les 2 gamètes mâles migrent, l'un vers l'oosphère, l'autre vers la cellule centrale. Ils y pénètrent via des zones – communes aux synergides, à l'oosphère et à la cellule centrale – dépourvues de paroi cellulaire. Les deux gamètes mâles migrent. L'un des gamètes mâle fusionne avec l'oosphère ; ils sont à l'origine du **zygote principal** diploïde (œuf-embryon). L'autre gamète mâle fusionne avec la cellule centrale ; ils sont à

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

l'origine du **zygote accessoire** triploïde (œuf-albumen). Comme deux gamètes mâles sont impliqués dans la fécondation et qu'il s'y forme deux zygotes, celle-ci est appelée **double fécondation** (figure 5.23).

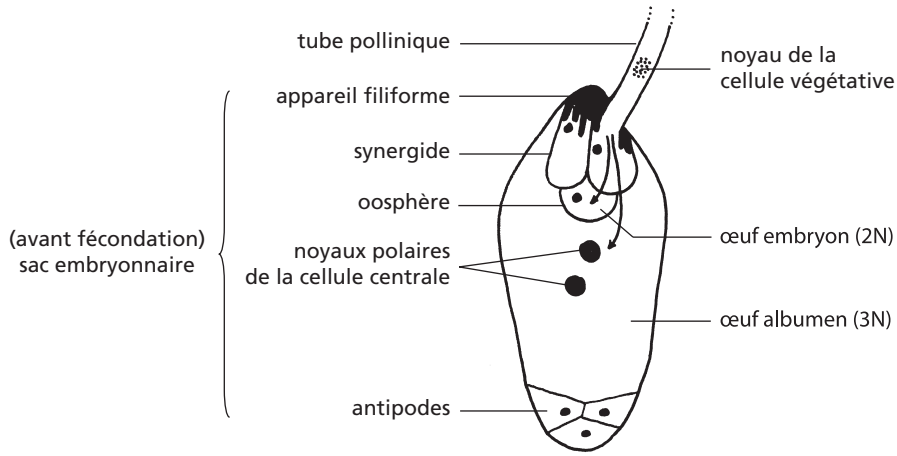


Figure 5.23 La double fécondation.

Elle est ainsi qualifiée car les deux gamètes mâles participent à la formation de deux zygotes différents : le zygote principal résulte de la fusion de l'oosphère et d'un gamète mâle alors que la zygote accessoire résulte de la fusion de la cellule centrale et de l'autre gamète mâle. L'une des deux synergides joue là le rôle de cellule de transfert.

Remarque : après la double fécondation, les synergides, les antipodes et le noyau de la cellule végétative dégénèrent ; quant au tube pollinique, il se dessèche avec le style et le stigmate.

➤ Unités germinales et rôle des synergides

Unité germinale mâle (♂)

Les deux gamètes mâles sont dépourvus de paroi et doivent être considérés comme des **protoplastes** ; ils sont reliés entre eux et au noyau de la cellule végétative et forment l'**unité germinale mâle** qui repose sur l'association physique entre l'enveloppe nucléaire du noyau végétatif et la membrane d'un des deux gamètes mâles eux-mêmes accolés par leurs membranes plasmiques. Ceci permet la progression simultanée des trois noyaux, l'arrivée synchrone des deux gamètes mâles au niveau d'une des synergides et la **synchronisation** des deux fécondations.

Les deux gamètes mâles ne sont pas identiques. La microscopie électronique révèle que l'un est plus riche en plastes alors que l'autre est plus riche en mitochondries. L'observation de la double fécondation montre que c'est généralement le gamète mâle le plus riche en plastes qui s'unit avec l'oosphère ; il y aurait une prédestination des deux gamètes mâles.

Unité germinale femelle (♀)

Au sein du sac embryonnaire existe une **unité germinale** femelle formée par l'association des cellules impliquées dans la double fécondation : les deux **synergides** et les deux cellules à rôle de gamètes (**oosphère** et **cellule centrale**). On constate que l'oosphère et la cellule centrale présentent des parois localement absentes au contact des synergides donc au point de passage des gamètes mâles ; ceci faciliterait la pénétration des noyaux mâles dans les gamètes femelles donc la fusion des noyaux (caryogamie). D'autre part, les synergides présentent à leur pôle micropylaire une paroi cellulosique épaissie (l'appareil filiforme) mais creusée de profondes

invaginations qui faciliteraient la pénétration des gamètes mâles dans les synergides donc dans le sac embryonnaire, les synergides jouant là le rôle de **cellules de transfert**. Enfin, les deux gamètes femelles — oosphère et cellule centrale — sont riches en ribosomes et ARNm. Ceci doit être relié aux synthèses futures des deux zygotes.

➤ Conclusions

La siphonogamie est commune aux phanérogames telles que les angiospermes et les pinophytes (TP10). Les gamètes mâles ne sont jamais libérés au contact du milieu externe. Ceci est une adaptation de ces végétaux à la vie en milieu aérien sec.

Le carpelle est l'unité de constitution du pistil ; il protège les ovules mais il constitue aussi un **obstacle physique** à la fécondation directe. Nous verrons qu'il constitue aussi une efficace **barrière génétique** à l'autogamie (chapitre 8) ; en ce sens, il contribue à la diversité génétique des populations d'angiospermes.

La double fécondation est spécifique des angiospermes. Nous allons étudier ses conséquences en abordant la transformation de l'ovule fécondé en graine.

5.2.5 L'ovule fécondé se transforme en graine

Après la fécondation, l'ovule contenu dans l'ovaire du carpelle évolue en graine. Pour l'observateur attentif, le succès de la fécondation est révélé par la croissance généralisée de l'ovaire, laquelle masque celle des ovules. Les graines mures d'angiospermes ont des dimensions très variéés, de moins de 0,5 mm (ex. : pavot) à la vingtaine de centimètres (ex. : noix de coco).

La formation de la graine se déroule sur la plante mère et comprend plusieurs événements :

- l'embryogenèse ;
- la formation de l'albumen et l'accumulation de réserves ;
- la transformation des téguments de l'ovule ;
- la déshydratation finale et l'entrée en vie ralentie.

a) Embryogenèse

L'embryon provient du développement du zygote principal (ou œuf-embryon). L'embryogenèse débute immédiatement après la fécondation et on peut la scinder en deux étapes.

➤ Embryogenèse précoce

Le zygote principal est une cellule au cytoplasme polarisé et les mitoses sont inégalement réparties dans l'embryon (encart 5.4).

Au pôle chalazien, les mitoses sont nombreuses et elles aboutissent à un massif cellulaire globuleux à symétrie axiale : le **pro-embryon** ou **embryon globuleux** (embryon s.s.). Au pôle micropylaire, les mitoses sont moins rapides et forment donc moins de cellules. Celles-ci se disposent en un axe cellulaire à rôle trophique : le **suspenseur** (figure 5.24 et encart 5.4).

➤ Organogenèse embryonnaire

Elle ne concerne que l'embryon globuleux qui prend une forme en cœur (**embryon cordiforme**). Elle aboutit à la mise en place du plan d'organisation de l'embryon et donc de la plantule formée ultérieurement lors de la germination (figure 5.25).

Chez les dicotylédones, l'embryon cordiforme montre une symétrie bilatérale et présente :

- un axe en continuité avec le suspenseur, c'est la **tigelle** (ou **hypocotyle**) porteuse à ses extrémités des futurs **méristèmes terminaux** caulinaire et racinaire ;
- 2 **cotylédons** qui renferment à eux seuls 80 % des cellules de l'embryon ;
- un **protoderme** qui isole l'embryon des tissus adjacents.

Chez les monocotylédones, l'embryon achevé ne comporte qu'un seul cotylédon aussi appelé écusson ou scutellum chez les poacées.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

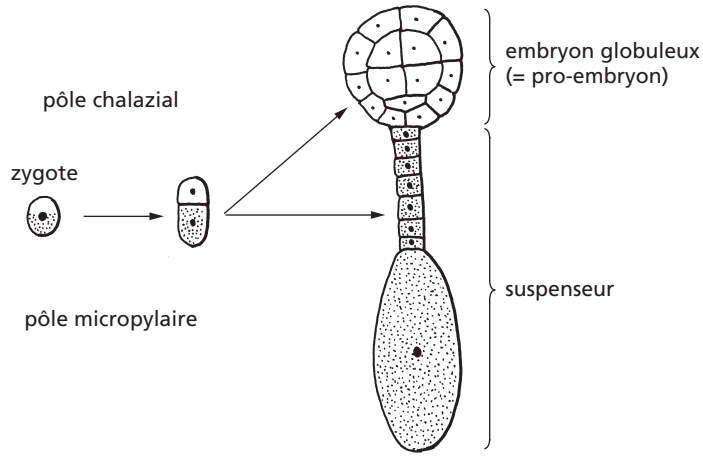


Figure 5.24 L'embryogenèse précoce.

On distingue un pôle micropylaire (du côté du micropyle de l'ovule) et un pôle chalazial qui lui est opposé. Le zygote principal possède un cytoplasme polarisé ; c'est le pôle micropylaire de ce zygote qui forme le suspenseur alors que le pôle chalazial forme le pro-embryon. L'allongement du suspenseur a pour effet de repousser le pro-embryon dans l'ovule.

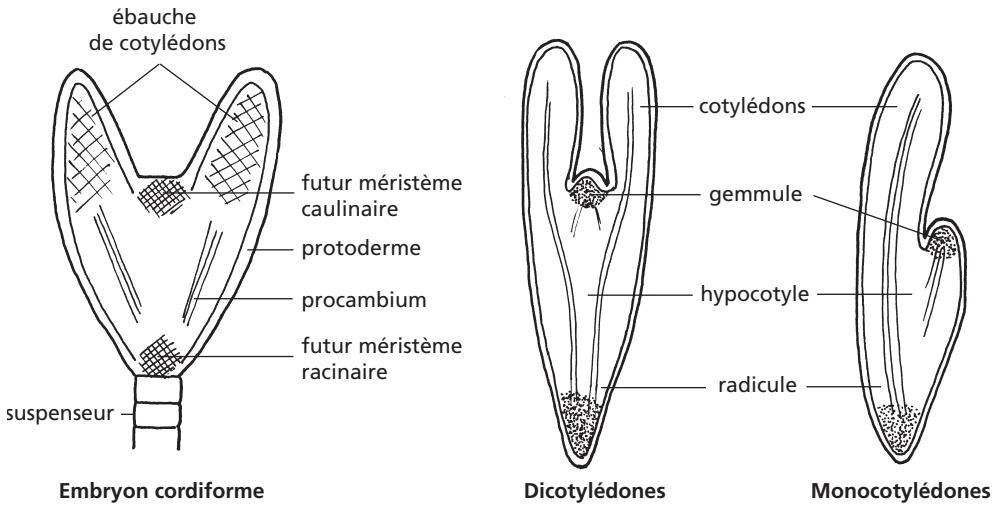


Figure 5.25 L'organogenèse embryonnaire.

Le pro-embryon globuleux s'organise en embryon cordiforme puis en embryon achevé. Ceci se déroule pendant la première moitié de la période de formation de la graine.

➤ Relations intercellulaires au sein de l'embryon (encart 5.4)

Des **plasmodesmes** sont présents dans toutes les parois cellulaires de l'embryon et du suspenseur mais il n'y en a pas entre le protoderme et les tissus adjacents tel que le nucelle. Les transferts de nutriments des tissus environnants jusqu'à l'embryon s'effectuent uniquement par le suspenseur selon la voie symplasmique.

b) Accumulation de réserves

L'accumulation des réserves se déroule après la fécondation et met en jeu une formation spécifique des angiospermes : l'albumen.

ENCART 5.4

Relations trophiques au cours de l'embryogenèse des angiospermes : rôles du suspenseur et de l'albumen

Le **suspenseur** et l'embryon proviennent du développement du zygote principal (diploïde) issu de l'union de l'oosphère et d'un gamète mâle. Or le cytoplasme de ce zygote est très polarisé : très vacuolisé du côté du micropyle, il est très dense et riche en organites du côté opposé. La première mitose de ce zygote est très inégale et forme (figure 5.24) :

• du côté du micropyle, une grande cellule, allongée, au cytoplasme vacuolisé ; elle est à l'origine du suspenseur qui s'allonge et repousse l'embryon dans l'ovule.

• du côté de la chalaze, une petite cellule sphérique, au cytoplasme dense, riche en organites ; elle est à l'origine de l'embryon (stade pro-embryon ou embryon globulaire, puis stade cordiforme et enfin stade cotylédonaire avec 1 ou 2 cotylédons…).

L'**albumen** provient du développement du zygote accessoire (triploïde) issu de l'union de la cellule centrale (N+N) et d'un gamète mâle. Chez la majorité des espèces, il se divise plus rapidement que le zygote principal, envahit et dépasse le volume du sac embryonnaire (celui-ci finit par disparaître : les produits de sa digestion sont utilisés lors de l'embryogenèse) et progresse dans l'ovule. Il existe plusieurs types d'albumen selon le mode de formation (figure 5.26) :

• albumen nucléaire (les phénomènes mitotiques sans cytodiérèse font qu'il reste longtemps syncytial),

• albumen cellulaire (les phénomènes mitotiques sont complets, avec cytodiérèse),

• albumen mixte avec une partie de type nucléaire et une partie de type cellulaire.

Sur le plan du vocabulaire, certains auteurs parlent de « noyaux accessoires du sac embryonnaire » plutôt que de cellule centrale (N+N) ; cette dernière formulation est juste.

L'analyse des relations trophiques au sein de la graine en formation s'appuie sur :

• des données histologiques :

– Les plasmodesmes sont nombreux entre les cellules de l'embryon. Par contre, le protoderme de l'embryon ne montre en surface aucun plasmodesme avec le tissu voisin (nucelle). Enfin, les plasmodesmes sont nombreux entre les cellules de l'embryon et celles du suspenseur. Le suspenseur apparaît donc comme une voie possible pour le transfert des nutriments depuis les tissus avoisinants jusqu'à l'embryon.

– Le suspenseur atteint sa taille maximale au stade « embryon cordiforme » ; au delà, il entre en dégénérescence (mort programmée ou apoptose).

– Au cours de son allongement, le suspenseur pénètre dans les tissus maternels (nucelle) ; ses cellules y émettent de véritables suçoirs ou présentent des invaginations pariétales caractéristiques des cellules de transfert dont le rôle est de faciliter le transfert des nutriments… mais cela est limité dans le temps (cf. apoptose citée plus haut).

• Les apports de la culture d'embryon in vitro - Le développement d'embryons isolés à des stades précoces est difficile. Il est impossible si le suspenseur est excisé ; la présence du suspenseur est donc indispensable à l'embryogenèse précoce. L'effet de cette excision est considérablement diminué si les stades mis en culture sont tardifs.

• L'utilisation de molécules marquées – Dans des ovules en cours de transformation, on injecte du saccharose radioactif ^{14}C à l'opposé du suspenseur. Ce saccharose est retrouvé en majorité dans le suspenseur et les cellules de l'embryon adjacentes au suspenseur.

Au final, l'ensemble de ces données démontre que :

• le suspenseur est le support physique de l'embryon en développement ;

• il participe activement au développement précoce de cet embryon, véritable « cordon ombilical » par lequel vont transiter les nutriments.

Après sa dégénérescence, c'est souvent l'albumen qui joue le rôle nourricier.

En effet, même lorsqu'il est transitoire (graines exalbuminées), l'albumen joue un rôle essentiel dans le développement. Il se nourrit aux dépens du nucelle environnant, véritable digestion avec mise en place de suçoirs - émis par les cellules de l'albumen – qui pénètrent dans le nucelle. Cette activité digestive de l'albumen débute alors que l'embryon a déjà atteint le stade globuleux.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Ces observations et analyses, effectuées chez diverses angiospermes (entre autres haricot, coquelicot, arabidopsis…), semblent généralisables aux autres angiospermes.

L'embryon agit en retour sur le suspenseur car :

• Lorsque l'embryon est détruit, le suspenseur grandit et se développe en un embryon de remplacement (démonstration faite chez une renonculacée).

• Il existe chez *Arabidopsis thaliana* des mutants chez lesquels le suspenseur forme un ou plusieurs embryons.

Ceci démontre que l'embryon réprime le développement du suspenseur dans le sens embryonnaire.

Le suspenseur agit sur la croissance de l'embryon en lui fournissant des facteurs de croissance (gibbérellines). D'ailleurs, *in vitro*, la croissance de l'embryon est stimulée par des gibbérellines exogènes.

➤ Croissance et développement de l'albumen

L'albumen provient du développement du **zygote accessoire** ou **œuf-albumen** triploïde (3N). Il débute une activité mitotique plus rapide que celle du zygote principal ; il tend à envahir tout le sac embryonnaire, à le dépasser et se nourrit aux dépens du nucelle. Au cours de son développement, de nombreuses cellules de l'albumen deviennent polyploïdes.

Différents types d'albumen (figure 5.26)

Dans le cas d'un **albumen nucléaire** (ex. : fabacées), les divisions du zygote ne sont pas suivies de clivage cellulaire ; il se forme un syncytium qui se cellularise ultérieurement. Si les divisions du zygote s'effectuent avec clivage cellulaire immédiat, il se forme un **albumen cellulaire** (ex. : solanacées). Il existe des espèces à **albumen mixte** (ex. : liliacées) : l'albumen est nucléaire dans sa région micropylaire et cellulaire dans sa région chalaziale. Chez les poacées, l'albumen est constitué de cellules riches en amidon mais il présente en périphérie une couche de **cellules à aleurone**. Ces cellules sont riches en corps protéiques appelées grains d'aleurone (encart 5.5).

La formation de l'embryon dépend de l'albumen

Le développement de l'albumen est plus précoce et plus rapide que celui de l'embryon et si l'albumen avorte, le développement de l'embryon cesse. Pendant l'embryogenèse, l'embryon se nourrit aux dépens de l'albumen qui peut disparaître totalement (ex. : fabacées) et le suspenseur joue ici un rôle essentiel dans les transferts de nutriments : l'excision précoce du suspenseur interrompt le développement de l'embryon (encart 5.4).

➤ Localisation tissulaire des réserves : les différents types de graines

Les réserves sont accumulées dans l'albumen ou dans les cotylédons.

Les **graines à périsperme** sont rares. Chez elles, le nucelle incomplètement digéré par l'albumen persiste et forme un tissu riche en réserves : le périsperme. Chez la graine de Canna, le périsperme reste le seul tissu de réserve (l'albumen a totalement disparu) alors qu'il cohabite avec l'albumen dans la graine de poivrier (figure 5.27a).

Chez les **graines à albumen** comme celle du Ricin, le nucelle a totalement disparu au profit de l'albumen qui est le tissu de réserve (figure 5.27b et figures TP12.6).

Chez les **graines exalbuminées** comme celles des fabacées (fève, haricot, pois, lentille), le nucelle et l'albumen ont disparu et les réserves ont été totalement transférées à l'embryon ; elles y sont accumulées dans les cotylédons (figure 5.27d et figures TP12.4 et TP12.5).

➤ Nature des réserves

L'**amidon** synthétisé et mis en réserve dans des amyloplastes est le principal glucide de réserve. Les **protéines** sont très variées et elles sont formées dans les cellules de l'albumen ou des cotylédons à partir d'acides aminés venant de la plante mère par le phloème. Ces protéines sont accumulées dans le réticulum endoplasmique, dans l'appareil de Golgi ou dans des vacuoles déshydratées dont les solutés ont précipité et cristallisé (les **grains d'aleurone** abondants dans les cotylédons de fabacées et dans l'albumen de ricin) (figure 5.28).

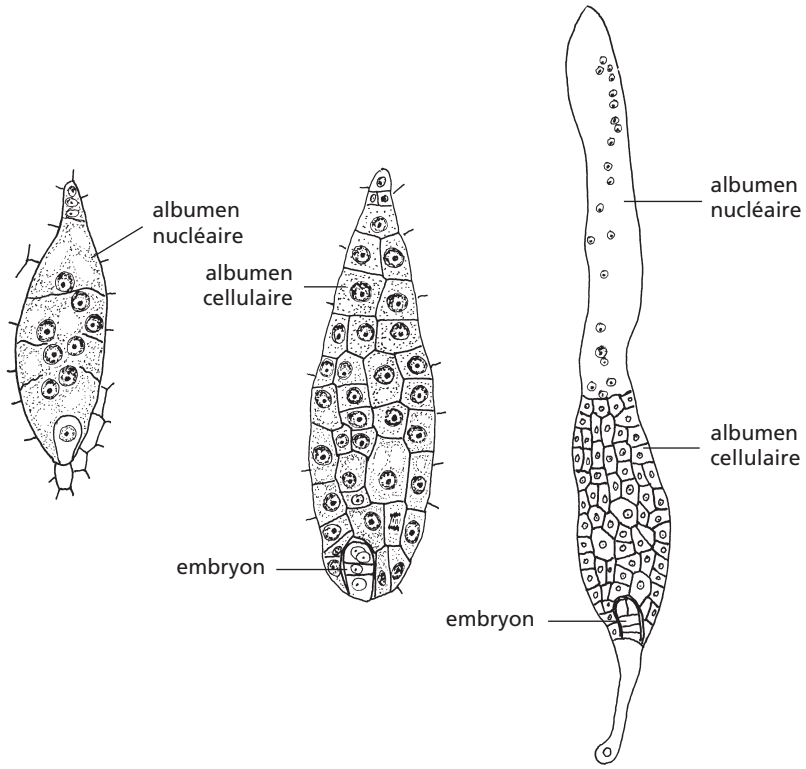


Figure 5.26 Les différents types d'albumen.
(a) albumen nucléaire ; **(b)** albumen cellularisé ; **(c)** albumen mixte.

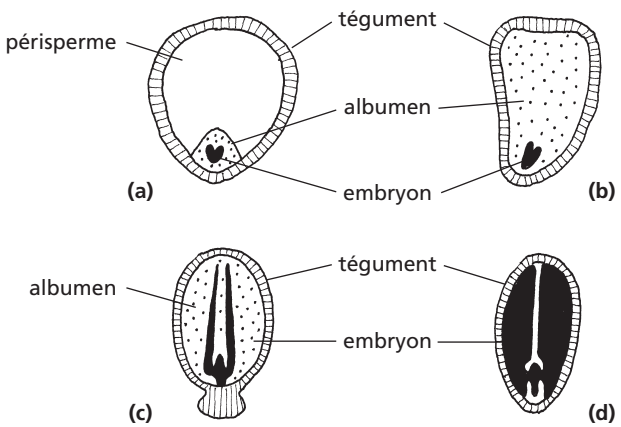


Figure 5.27 Les différents types de graines.
(a) Graine à périsperme : le périsperme est un tissu de réserve dérivant du nucelle. **(b)** Graine à albumen : l'albumen est un tissu de réserve dérivant du zygote accessoire (3N). **(c)** Graine à albumen et embryon bien développé. **(d)** Graine exalbuminée : les réserves sont contenues dans les cotylédons donc dans l'embryon.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

L'amidon et les protéines de réserve sont des hauts polymères peu solubles. Leur stockage ne nécessite pas ou peu d'eau ; ce stockage est donc réalisable sans difficultés alors que les graines à maturité ne contiennent que 10 à 15 % d'eau (encart 5.5).

ENCART 5.5

Les grains d'aleurone

Les grains d'aleurone sont abondants dans les graines et les fruits secs indéhiscents riches en réserves protéiques : chez les fabacées (cotylédons des graines de haricot, pois, fève, soja, lupin), chez les euphorbiacées (albumen des graines de ricin), chez les poacées (couche à aleurone des caryopses d'orge, blé, riz, maïs…). Il s'agit de vacuoles qui se déshydratent pendant la phase finale de maturation des graines et dont le contenu de plus en plus pauvre en eau se solidifie avec ségrégation des constituants.
La figure 5.28 présente l'organisation d'un grain d'aleurone de graine de ricin à maturité.

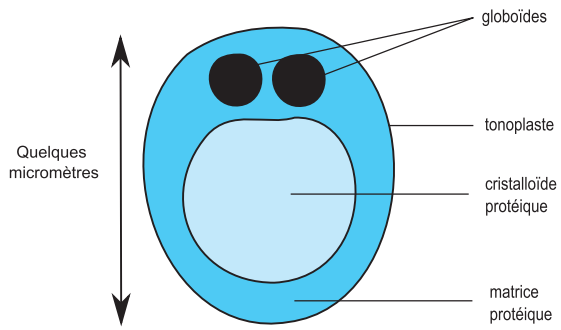


Figure 5.28 Grain d'aleurone (albumen de graine de ricin).

Délimité par une membrane (tonoplaste), il renferme un ou deux globoïdes (sels de Ca^{2+} et Mg^{2+} d'un ester hexa-phosphorique d'inositol, polyalcool voisin du glucose) et un cristalloïde protéique (protéines de type globulines), le tout ennoyé dans une matrice également protéique (protéines de type albumines dont, chez la graine de ricin, la Ricine D, toxique car inhibitrice des synthèses protéiques). Les protéines accumulées sont pour certaines des molécules de réserves et pour d'autres des hydrolases (zymogènes).

Lors de la germination, les grains d'aleurone s'hydratent et augmentent de volume. Leurs protéines sont hydrolysées en acides aminés qui sont exportés vers le cytosol ; là, ils servent de substrat aux synthèses protéiques. Les hydrolases des grains d'aleurone sont accumulées avec leurs substrats mais en présence d'inhibiteurs dont l'effet sera levé lors de la germination. Elles vont alors catalyser les réactions d'hydrolyse des réserves, à l'origine de nutriments utilisés par l'embryon.

Les **réserves lipidiques** sont surtout des triglycérides localisés dans le hyaloplasme sous forme de globules lipidiques ou **oléosomes** (0,1 à 10 microns). Les triglycérides sont insolubles dans l'eau et là encore, la déshydratation des graines ne s'oppose pas à leur stockage.
Ces 3 catégories de réserves sont présentes en proportions variables selon les espèces. On distingue selon la catégorie majoritaire :

- des **graines oléagineuses** (ex. : noix, colza, lin, tournesol, arachide) ;
- des **graines protéagineuses** (ex. : certaines graines de fabacées) ;
- des **graines amylacées** (ex. : poacées).

➤ Conditions de la mise en place des réserves

Le développement de la graine peut être scindé en deux périodes de durées sensiblement égales. La première est marquée par les activités mitotiques contribuant à l'embryogenèse et à la croissance de l'albumen. La seconde débute avec l'arrêt des divisions et cesse avec la déshydratation ; c'est la période d'accumulation des réserves. L'embryon qui a achevé son développement devient tolérant à la déshydratation et la graine perd jusqu'à 90 % de son eau.

Ces réserves (polymères glucidiques et protéiques) sont synthétisées à partir de précurseurs fournis par la plante mère. Les relations physiologiques entre la plante mère et la graine en formation sont maintenues jusqu'à l'achèvement de la graine.

L'acide abscissique ou ABA produit par l'embryon (encart 5.6) agit positivement sur le transfert des précurseurs fournis par la plante mère et sur l'élaboration des réserves (synthèse et stockage). Chez diverses crucifères (*Arabidopsis thaliana*, *Brassica oleracea*), il est démontré que l'acide abscissique active la transcription de gènes codant des protéines de réserves spécifiques (cruciférine, napine). Enfin, il agit positivement sur la tolérance de la graine à la déshydratation finale ; cette tolérance est acquise grâce à la synthèse de protéines LEA (*Late embryogenesis Abundant proteins*) dont il stimule la production.

ENCART 5.6

L'acide abscissique : une phytohormone

L'acide abscissique (ABA) est un **dérivé terpénique**. Il est synthétisé par presque toutes les **cellules contenant des plastes.** Dans la plante, son transport **non polarisé** (à la différence de celui de l'auxine) est assuré avec les sèves par le xylème et le phloème. Ses principaux **effets biologiques** sont :

– une action positive sur la maturation des graines (embryogenèse, accumulation des réserves, déshydratation) ;

– l'induction et le maintien de la dormance des graines et des bourgeons ;

– l'inhibition de la germination des graines (en balance avec les gibbérellines) ;

– la fermeture des stomates lors d'un stress hydrique.

Son **mode d'action** cellulaire est triple :

– au niveau membranaire : activation de canaux ioniques (canal calcique, canal potassique), inhibition de la pompe à protons du plasmalemme (H^{+}- ATPase) ;

– au niveau hyaloplasmique : entrée d'ions Ca^{2+};

– au niveau génomique donc nucléaire : activation de la transcription de gènes codant diverses protéines (protéines de réserves exprimées en fin d'embryogenèse, protéines protégeant les structures cellulaires déshydratées) et inhibition de la transcription des gènes qui s'expriment lors de la germination.

c) Transformation des téguments ovulaires

Le ou les téguments de la graine ont pour origine celui ou ceux de l'ovule. Ils se transforment à la fin de la croissance ovulaire. Lorsqu'il y a présence de deux téguments, le tégument interne subsiste plus ou moins laminé ou disparaît. Le tégument externe s'étend, s'épaissit et obture le micropyle puis ses cellules se lignifient, se chargent de tannins et meurent : c'est la **sclérification** qui offre une protection mécanique aux parties internes de la graine. De plus, ce tégument externe réalise chez nombre d'espèces des structures facilitant la dissémination (§ 5.2.7).

d) La déshydratation finale

L'achèvement de l'accumulation des réserves va de pair avec le début de la déshydratation de toutes les structures de la graine, y compris l'embryon. Dans les cellules, le cytoplasme est déshydraté et les vacuoles disparaissent ; il ne reste que 10 % à 15 % d'eau très concentrée et des protéines cristallisent dans des vacuoles peu hydratées de petite taille (les grains d'aleurone). Dans les cellules s'accumulent des protéines et des oligosaccharides qui abaissent le potentiel hydrique et stabilisent les membranes devenues moins fluides.

➤ Vie ralentie

La déshydratation a plusieurs conséquences physiologiques :

- les échanges gazeux respiratoires, et plus généralement le métabolisme, sont imperceptibles à l'échelle d'une graine : la graine est en état de **vie ralentie** ;
- la graine résiste aux **conditions extrêmes** (températures, sécheresse).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

La graine en vie ralentie est une **unité de résistance** (encart 5.7) et de **dissémination** ; la période de vie ralentie est propice à la dissémination (§ 5.2.7).

ENCART 5.7

La graine en vie ralentie est une unité de résistance

Outre la protection mécanique qu'elles assurent, les enveloppes séminales constituent un écran thermique très relatif. En hiver, elles n'empêchent pas l'abaissement de température dans la graine ; au mieux, elles le ralentissent. Elles constituent surtout un écran pour l'eau qui ne peut les traverser et sont donc un obstacle à la croissance pénétrative des cristaux de glace dans les structures internes de la graine. D'autre part, dans la graine déshydratée, l'eau est fortement liée aux macromolécules intracellulaires et pariétales, ce qui la rend peu disponible pour la formation de cristaux de glace. De plus, les liquides cellulaires présentent une forte concentration en solutés du fait de la déshydratation de la graine et ceci abaisse leur point de congélation. Enfin, l'éventuelle formation de cristaux de glace commence dans l'apoplasme, ce qui entraîne une plasmolyse des cellules et accroît encore la déshydratation. Tout ceci confère aux graines mûres une très bonne résistance au froid et au gel.

➤ Vie ralentie, nature des réserves et longévité des graines

On appelle longévité d'une graine la durée maximale au bout de laquelle elle demeure apte à germer et à former une plantule viable. La longévité est liée à la déshydratation et à la nature des réserves. Elle est inférieure à l'année chez les graines oléagineuses (colza, arachide, ricin, noyer) alors qu'elle atteint plusieurs années chez les graines riches en amidon (pois, lentille, laitue…). Elle est exceptionnellement courte (semaine, mois) chez des espèces dites récalcitrantes dont les graines peu déshydratées meurent si elles se dessèchent (cas des graines des saules, peupliers, chênes, châtaigniers et rosacées à pépins qui contiennent de 30 à 50 % d'eau).
L'étude pratique de l'organisation et de la germination des graines est abordée dans le TP12.

5.2.6 Les graines des angiospermes sont contenues dans des fruits

À la suite de la pollinisation et de la fécondation et parallèlement à la formation des graines, l'ovaire du carpelle se transforme en fruit : c'est la **nouaison** bien connue chez les arbres fruitiers. L'observateur constate la croissance de l'ovaire, la persistance fréquente des sépales et le flétrissement des autres pièces florales : chute des pétales, flétrissement du style et du stigmate, flétrissement et chute des étamines.

a) Le fruit est formé par l'ovaire du carpelle

➤ Conditions de la formation du fruit

Dans la majorité des cas, le carpelle ne se transforme en fruit que s'il y a eu pollinisation suivie de double fécondation. La formation du fruit est marquée par une forte **croissance** (la taille augmente d'un facteur 10 à 100, 20 chez des Fabacées telles que le pois et le haricot). Cette augmentation de taille est la conséquence de la multiplication cellulaire (**mérèse**) et de la croissance cellulaire (**auxèse**). Auxèse et mérèse sont dues à l'action de phytohormones (auxine, gibbérellines, cytokinines) libérées par les graines en formation.
Certains fruits se développent sans fécondation des ovules et ne contiennent donc pas de graines. On les qualifie de fruits parthénocarpiques. La **parthénocarpie** peut être d'origine génétique et caractéristique de certaines variétés cultivées (bananes, concombres, oranges, poires, raisins sans graines). Elle peut aussi être accidentelle suite à une période de froid ou de gel.

➤ Structure histologique du fruit

Dans le cas le plus simple, la paroi de l'ovaire se transforme et forme la paroi du fruit appelée **péricarpe**. Le péricarpe (figures TP12.3 et TP12.19) est formé de :

- l'**épicarpe** : couche externe dérivée de l'épiderme externe de la paroi ovarienne,

- le **mésocarpe** : couche moyenne dérivant du parenchyme de la paroi ovarienne,
- l'**endocarpe** : couche interne dérivée de l'épiderme interne de la paroi ovarienne.

Voir « les fruits secs déhiscents », TP12

On peut distinguer à maturité des **fruits secs** au péricarpe mince et sclérifié et des **fruits charnus** au péricarpe épais et riche en eau (80 à 90 % de la masse fraîche). Parmi les fruits secs, ceux qui ne libèrent pas leurs graines sont appelés fruits secs indéhiscents alors que les autres – les fruits secs déhiscents – les libèrent selon des modalités variées. La composition chimique des fruits charnus évolue au cours de leur maturation : l'amidon initialement accumulé quand le fruit est vert est hydrolysé en sucres solubles (saccharose, glucose, fructose) stockés dans les liquides vacuolaires et la couleur change (disparition des chlorphylles remplacées par des anthocyanes ou des caroténoïdes). Toutes ces transformations contribuent aux qualités organoleptiques des fruits charnus comestibles.

b) Les fruits sont très variés

Les lignes ci-dessous dressent un rapide inventaire des principales catégories de fruits formés à partir du gynécée mais il existe des fructifications plus complexes qui intègrent d'autres parties de la fleur telles que le réceptacle floral (TP12).

➤ Fruits secs

Leur péricarpe desséché (non hydraté, lignifié) est induré (aspect sclérifié ou parcheminé).

Fruits secs indéhiscents (figures TP 12.9 et TP12.15)

Ils dérivent le plus souvent de carpelles à un seul ovule et ne contiennent qu'une seule graine. La graine n'est pas libérée ; c'est ce fruit sec indéhiscent monospermé qui est disséminé. Le type principal est l'**akène** chez lequel la graine est libre à l'intérieur du péricarpe (ex. : akène de renoncule, gland, noisette, diakène des apiacées, tétrakène des lamiacées, caryopse des poacées).

Fruits secs déhiscents (figures TP 12.1, TP12.2, TP12.3, TP12.10, TP12.11 et TP12.13)

Ils contiennent plusieurs graines. L'ovaire reste en place sur le réceptacle floral et seules les graines sont libérées par ouverture du fruit (déhiscence).

- Les **follicules** et les **gousses** (figure TP12.10) dérivent d'un carpelle isolé (gynécées monocarpellés ou gynécées dialycarpellés) mais les follicules présentent 1 seule fente de déhiscence ventrale et placentaire. (ex. : hellébore, pivoine) alors que les gousses présentent deux fentes de déhiscence, une fente de déhiscence ventrale placentaire et une fente de déhiscence dorsale selon la nervure longitudinale (ex. : fabacées).
- Les **capsules** (figures TP12.11 et TP12.12) dérivent de plusieurs carpelles soudés (gynécées gamocarpellés) et se distinguent par leur mode de déhiscence : capsules à déhiscence septicide (ex. : tulipe), loculicide (ex. : iris) ou poricide (ex. : pavot, coquelicot).

➤ Fruits charnus (figures TP 12.8 et TP12.16)

Il s'agit de fruits dont une partie du péricarpe est formée d'un parenchyme vacuolisé riche en sucres. Les graines de ces fruits ne sont pas directement disséminées mais libérées après dégradation du fruit (figure TP12.19). Parmi les fruits charnus, les principaux sont les baies et les drupes.

Baies (« fruits à pépins »)

À l'exception de l'épicarpe qui forme un épiderme cutinisé, le péricarpe totalement charnu (mésocarpe et endocarpe) est en contact avec les graines appelées « pépins » (ex. : groseilles, raisins, tomates). De nombreuses baies sont polyspermes c'est-à-dire à plusieurs graines. Il existe des baies particulières d'importance alimentaire. Chez les agrumes, la pulpe du fruit est formée de poils géants gorgés de substances sucrées ; ils dérivent de l'endocarpe. (ex. : oranges, citrons, pamplemousses…). Les bananes sont des baies mais celles produites par les bananiers cultivés (Musacées) sont aspermes (sans graines). Les dattes sont des baies dont la graine communément appelée « noyau » présente un albumen cellulosique.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Drupes (« fruits à noyaux »)
À la différence de celui des baies, l'**endocarpe** est lignifié et forme la paroi sclérifiée et résistante du **noyau** contenant la graine (ex. : cerise, prune, pèche, abricot, noix, noix de coco). Les drupes sont généralement monospermes c'est-à-dire renferment une seule graine du fait de l'avortement d'un ovule.
Pour conclure, on peut s'interroger sur les fonctions du fruit. La protection des graines qu'il contient paraît assez évidente mais nous allons voir que le péricarpe, par sa forme ou par sa nature, participe souvent et efficacement à la dissémination de l'espèce.

5.2.7 Les modes de dissémination des angiospermes sont très variés

On appelle **semence** toute partie d'un végétal qui, après séparation naturelle de la plante mère, peut engendrer un nouvel individu et participer ainsi à l'accroissement de la population et à la pérennité de l'espèce. Les semences issues de reproduction sexuée donnent naissance à des individus d'une nouvelle génération. La dissémination est la dispersion des semences (graines ou fruits les contenant) ; elle permet une augmentation de l'aire de répartition de l'espèce.
Le terme plus général de **diaspore** englobe toutes les unités de dispersion capables de se développer et de former un nouvel individu autonome.

a) Autochorie et barochorie

➤ Autochorie

Il s'agit là de mécanismes de dispersion propres à la plante et assurant une dissémination à courte distance. Plusieurs exemples illustrent ce mode de dispersion (figure 5.29).
La **linaire cymbalaire** (*Cymbalaria muralis*, scrophulariacées) vit enracinée dans les anfractuosités des vieux murs et rocailles. Après la fécondation, le pédoncule floral acquiert un phototropisme négatif et se recourbe. Les fruits sont introduits dans les anfractuosités et les graines idéalement mises en place pour germer.
L'**arachide** (*Arachis hypogea*, fabacées) est connue par ses graines (cacahuètes) contenues dans une gousse à trois graines, ici indéhiscente. Après la fécondation, le pédoncule acquiert un géotropisme positif, se rapproche du sol et permet l'enfouissement du fruit donc des graines ainsi mises en terre. Pour ces plantes autochores, la dissémination s'effectue au voisinage immédiat de la plante mère.

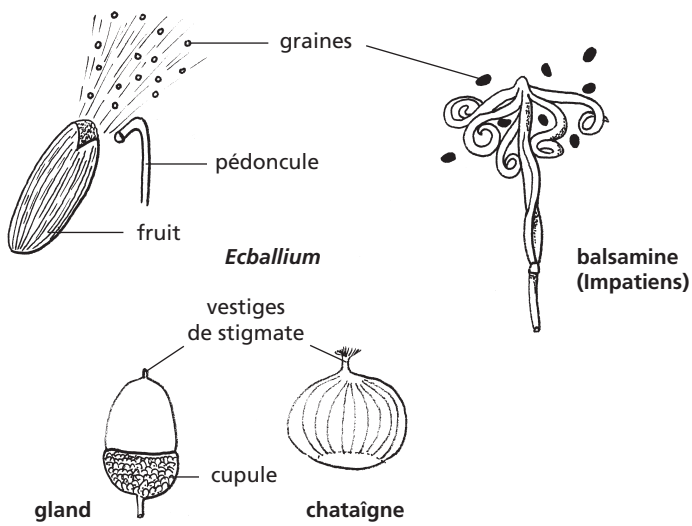


Figure 5.29 Autochorie (*Ecballium* et *Impatiens*) et barochorie (gland et châtaigne).

Pour d'autres, à fruits secs déhiscents, les graines sont projetées à quelques mètres. Chez le **ricin** (*Ricinus communis*, euphorbiacée tropicale), l'ouverture du fruit — une capsule — expulse les graines à plusieurs mètres mais *Hura crepitans* (euphorbiacée d'Amérique du Nord) détient le record en expulsant ses graines jusqu'à 25 m. Plus près de nous, lors de la déhiscence des gousses du sarothamne (*Sarothamnus scoparius*, fabacées), la brusque torsion des valves assure la projection des graines. Il en est de même pour la balsamine *Impatiens balsamina* (balsaminacées) dont les valves du fruit se recourbent brutalement et éjectent les graines.
Enfin, *Ecballium elaterium* (cucurbitacée des régions méditerranéennes) présente des fruits charnus contenant à maturité une pulpe gorgée d'eau. Sous l'effet de l'augmentation de pression interne, le péricarpe de la base du fruit se rompt et les graines sont projetées dans un jet aqueux.

➤ Barochorie

Ce mode de dispersion s'effectue sous l'effet du **poids** donc de la masse élevée des semences, qu'il s'agisse de fruits (gland, châtaigne) ou de graines (marron, graines du palmier *Loïdoicea sp.*).
En résumé, autochorie et barochorie n'assurent une dissémination qu'à courte voire très courte distance : pour toutes ces plantes, la dissémination ne dépasse pas quelques mètres autour de la plante mère. Généralement, la graine peut germer sans difficultés car elle est placée dans les mêmes conditions écologiques que celles ayant permis l'installation de la plante mère.

b) Hydrochorie

La dissémination par l'eau est réalisée chez des plantes aquatiques à semences flottantes (ex. : nymphéacées aux fruits spongieux par leurs lacunes aérifères). La dissémination peut s'effectuer à très grandes distances du fait de la longévité de l'embryon et de l'imperméabilité des parois de la graine ou du fruit ; c'est le cas du cocotier *Cocos nucifera* disséminé par son fruit (noix de coco) dans toutes les îles intertropicales du Pacifique.

c) Anémochorie

De nombreuses angiospermes sont disséminées par le vent ; elles sont dites anémochores (figure TP12.14).
Cela concerne des espèces à semences de petite taille et de masse faible (ex. : graines de pavot) ou à semences dotées d'expansions ou surfaces porteuses ; citons en exemples :

- les graines à aigrette (peuplier, saule, cotonnier) ;
- les fruits ailés : samares (orme et frêne), disamare (érable), akène (charme) ;
- les fruits à aigrette (pissenlit) ;
- les inflorescences ailées (tilleul).

Abandonnées ici ou là par le vent, elles ne pourront y germer que si les conditions de milieu se révèlent favorables, ce qui est très aléatoire.

d) Zoochorie

Les plantes zoochores sont disséminées par les animaux. Deux catégories peuvent être distinguées.
L'**épizoochorie** concerne des espèces à semences accrochantes ou collantes. Celles-ci se fixent au pelage ou à la fourrure des animaux lors de leur passage ; elles seront abandonnées plus loin où elles pourront germer si les conditions se révèlent favorables. Ces semences sont dotées de dispositifs accrochants comme ceux des akènes de benoîte et d'aigremoine (rosacées) et des akènes et diakènes de carotte (apiacées) (figure 5.30). La flore des haies en pays de bocage et les flores associées aux transhumances illustrent bien l'impact des animaux — ici des animaux d'élevage — sur la dissémination et la répartition d'espèces d'angiospermes.
L'**endozoochorie** concerne des angiospermes à fruits comestibles. Ceux-ci sont ingérés et digérés mais les graines, protégées par leurs téguments, résistent aux sucs digestifs ; elles sont rejetées plus loin dans les déjections. Le gui (*Viscum album*, viscacées) est un bon exemple.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

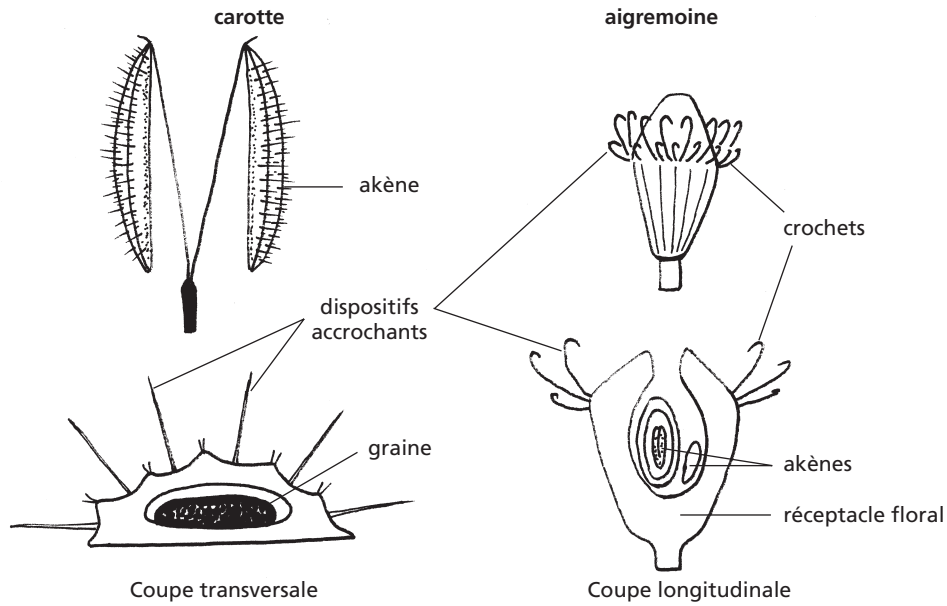


Figure 5.30 Épizoochorie : cas de la carotte et de l'aigremoine.
Chez les espèces zoochores, les semences sont dotées de dispositifs accrochants.

Cette plante vit en parasite sur les branches d'arbres tels que pommiers, poiriers, peupliers. Elle produit des baies — mûres en hiver — consommées par les grives qui n'en digèrent pas les graines. Celles-ci les rejettent dans leurs fientes gluantes. Or les grives volent d'arbres en arbres à la recherche de nouvelles baies et nombre de fientes sont laissées sur les branches des arbres ; là, elles sont placées en conditions idéales pour germer à la différence des autres graines tombées au sol.

L'endozoochorie est donc efficacement réalisée par les **oiseaux frugivores** consommant des fruits charnus (cerise, groseille…) et rejetant les noyaux et les graines non digérés dans leurs fientes. L'endozoochorie est bénéfique à l'espèce végétale. En effet, l'attaque des enveloppes (téguments, endocarpe) par les sucs digestifs les fragilise et cela se révèle favorable, voire indispensable, à la germination.

Enfin, il existe des **animaux collecteurs** tels que les geais et écureuils qui amassent des réserves (noix, noisettes, glands). Une grande partie est perdue et se trouve ainsi disséminée. Il en est de même avec des insectes collecteurs de graines tels que les fourmis.

L'espèce humaine, pour des raisons alimentaires et économiques, participe activement à la dissémination des plantes cultivées : cas des poacées mais aussi des plantes messicoles (coquelicot et bleuet) semées avec les grains des céréales. Pour les mêmes raisons, il a acclimaté et naturalisé des plantes loin de leur aire d'origine ; blé, riz, maïs, coton, olivier, café, vigne sont des exemples d'angiospermes cultivées dont l'expansion à l'échelle du globe est due à l'humain (encart 5.8 et figure 5.31).

En résumé, les formes de dissémination sont ici des graines, des fruits secs indéhiscents et même des inflorescences. Alors que autochorie et barochorie ne permettent qu'une dissémination à courte distance, l'intervention d'agents externes comme l'eau, le vent et les animaux assure une dissémination à grande voire très grande distance.

L'étude pratique de quelques modes de dissémination est abordée dans le TP12, *Graines, fruits et germinations*.

Voir chapitre 4

Les graines et fruits secs indéhiscents sont réunis sous le terme de « **semences sèches** » car selon l'espèce, l'unité qui germe est une graine, un akène, une samare ou un caryopse.

ENCART 5.8

Sélection humaine, fécondations anormales et origine des blés cultivés

Le blé (genre triticum, monocotylédone, poacées) est une céréale dont le grain est un caryopse, fruit sec indéhiscent. Les 2 espèces les plus cultivées sont le blé tendre ou froment (*Triticum aestivum*, 2N = 42) à albumen friable dont on tire les farines et le blé dur ou amidonnier (*Triticum durum*, 2N = 28) à albumen dur dont on tire les semoules.

Dans la nature, il existe de nombreuses espèces sauvages de blés qui diffèrent par leurs haplotypes (A, B ou D) et leurs ploïdies. Bien qu'incomplètement élucidée et complexe, la filiation génétique qui conduit des espèces sauvages aux espèces et aux variétés cultivées commence à être connue. Elle implique des croisements entre espèces sauvages avec des fécondations auxquelles participeraient des gamètes anormaux diploïdes.

Voir chapitre 8

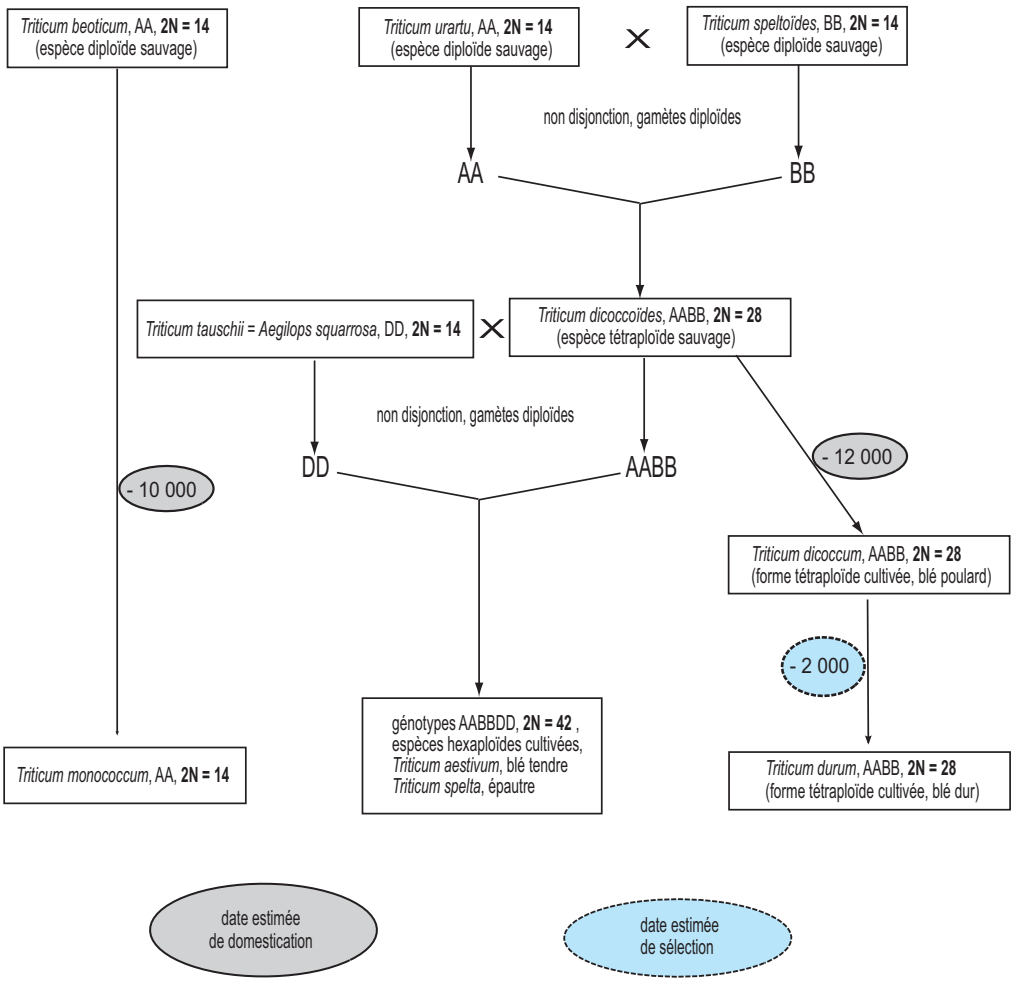


Figure 5.31 Origine génétique des blés cultivés.

Les haplotypes A, B et D sont voisins (tous à 7 chromosomes) mais différents : on dit ces génomes « homéologues » et les chromosomes y sont numérotés (1A,....4A,....7A).

Les différentes espèces de blé sauvages se distinguent aisément par plusieurs caractères : épi lâche ou compact, rachis ferme ou fragile, grain petit ou gros, grains difficiles ou

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

faciles à extraire de leurs enveloppes. La sélection empirique réalisée pendant des millénaires par les agriculteurs du « croissant fertile » (Sud de l'Anatolie, Nord de la Syrie et de l'Irak) a permis dès le Néolithique d'améliorer la qualité des espèces cultivées issues d'espèces sauvages. L'étude des ADN cytoplasmiques (chloroplaste, mitochondrie) transmis par le gamète femelle a permis de démontrer, entre autres, que *Triticum tauschii* a servi de parent mâle (donneur de pollen) à *Triticum aestivum* le parent femelle, siège de la fécondation.

5.2.8 Cycle des angiospermes

Dans le cycle de reproduction des angiospermes se succèdent deux générations (figure 5.32) :

- La plante feuillée issue du zygote est constituée de cellules diploïdes et produit des méiospores : c'est le **sporophyte**. Il est le représentant de l'espèce et il produit des fleurs le plus souvent bisexuées. Les étamines et les ovules ont valeur de **sporanges**, respectivement microsporanges et macrosporanges.
- Les gamétophytes issus des méiospores à la suite de quelques mitoses post-méiotiques sont des massifs réduits à quelques cellules haploïdes ; il s'agit du **pollen** (et du tube pollinique) dans la lignée mâle et du **sac embryonnaire** dans la lignée femelle.

Le **cycle** est donc **digénétique** mais la diplophase est très largement prédominante dans l'espace et dans le temps.

Le sac embryonnaire (gamétophyte femelle) est inclus et protégé dans l'ovule donc dans une formation produite par le sporophyte. La **graine** provenant de l'ovule contient l'embryon qui représente le sporophyte de la génération suivante. Elle est contenue et protégée dans le **fruit** formé par l'ovaire du carpelle. Une angiosperme est donc une plante chez laquelle l'ovule est contenu et protégé dans l'ovaire du carpelle. Ceci définit l'**angiospermie**.

La fécondation — de type **siphonogamie** — est indépendante de toute phase aqueuse externe ; il s'agit là d'une adaptation au milieu terrestre aérien. C'est une **double fécondation** qui permet la formation de deux zygotes : le zygote principal à l'origine de l'embryon et le zygote accessoire à l'origine de l'albumen dans lequel sont — au moins initialement — accumulées les réserves. La mise en place des réserves nécessite le maintien des relations trophiques entre le sporophyte et l'ovule jusqu'à la maturité de la graine.

La dissémination est réalisée pendant la vie ralentie des graines ; elle s'effectue le plus souvent aux stades graine ou fruit sec indéhiscent.

CONCLUSION

La graine des angiospermes est une unité complexe. Elle comporte un ou deux téguments dérivés de ceux de l'ovule et donc hérités du sporophyte maternel. Elle contient un embryon formé à partir du zygote principal ; c'est le sporophyte de la génération suivante. Enfin, elle contient des réserves souvent localisées dans l'albumen formé à partir du zygote accessoire. Ces réserves seront utilisées par l'embryon lors de la germination ; elles lui permettront un mode de vie hétérotophe jusqu'à ce que le plant formé soit capable d'assurer son absorption hydrominérale et sa photosynthèse.

Nous verrons plus loin que les pinophytes (TP10) présentent un cycle très comparable mais :

- les ovules sont nus (non enclos dans l'ovaire d'un carpelle) ;
- les graines sont nues (pas de fruit) et comportent trois générations emboîtées ;
- la fécondation est une siphonogamie simple ;
- il ne se forme pas d'albumen et les réserves sont localisées dans un endosperme dérivé du gamétophyte femelle.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

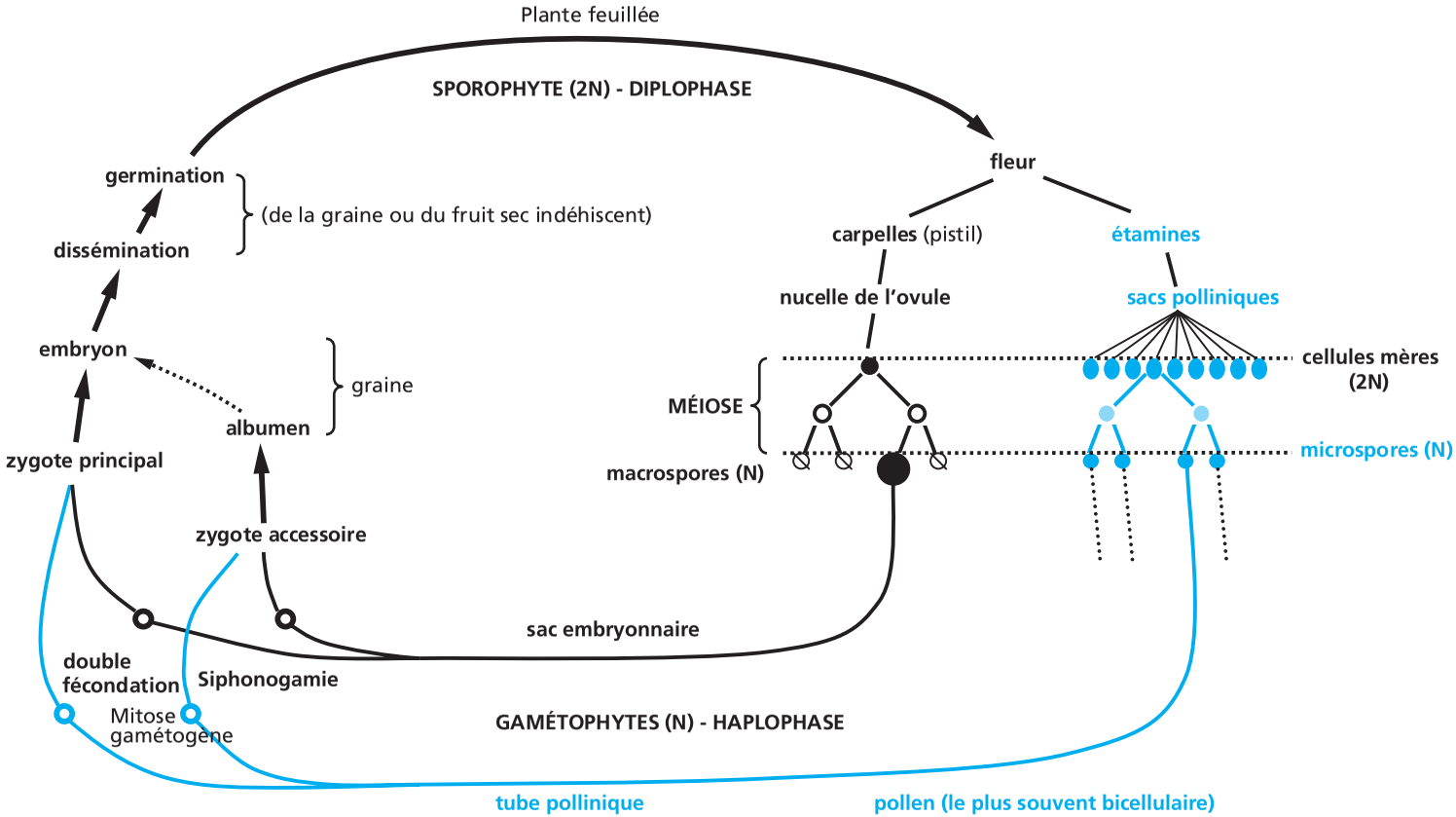


Figure 5.32 Le cycle de reproduction des angiospermes (plantes à fleurs, à ovules, à ovaires, à graines et à fruits).

C'est un cycle digénétique à diplophase-sporophyte très largement prédominant dans l'espace et dans le temps. De ce fait, la plante feuillée (sporophyte diploïde) est la représentante de l'espèce. Le gamétophyte mâle (pollen) et le gamétophyte femelle (sac embryonnaire) correspondent à l'haplophase mais leurs tailles sont très réduites comparées à celle de la plante feuillée et leur existence est très limitée dans le temps. Ce cycle ne fait pas apparaître l'allogamie qui est très répandue chez les angiospermes.

RÉVISER

L'essentiel

Les filicophytes et les angiospermes sont des végétaux à cycle de reproduction digénétique. La plante feuillée est le sporpophyte, représentant de la diplophase ; c'est la génération prédominante par sa taille et par sa longévité ; elle est représentative de l'espèce. Les gamétophytes, représentant de l'haplophase, sont toujours réduits et n'ont qu'une existence très brève comparée à celle des sporophytes.
Chez les filicophytes, les feuilles (frondes) portent des sporanges libérant les méiospores ; celles-ci germent et donnent naissance à des gamétophytes autonomes (prothalles) bisexués mais protandres d'où une fécondation croisée obligatoire. Cette fécondation est une zoïdogamie ; elle est dépendante d'une phase aqueuse ambiante. La germination du zygote est immédiate et le jeune sporophyte se développe temporairement aux dépens du prothalle qui disparaîtra rapidement.
Chez les angiospermes, la fleur concentre et protège les sporanges ; les étamines (microsporanges) et les ovules (macrosporanges) sont le siège de la méiose. Les étamines produisent le pollen (gamétophyte mâle) et les ovules produisent le sac embryonnaire (gamétophyte femelle). Les gamétophytes sont très réduits en taille (quelques cellules) et unisexués. Les ovules sont contenus dans les carpelles et ne sont pas directement accessibles au pollen (angiospermie). La pollinisation est indispensable à la fécondation ; elle met en jeu des vecteurs abiotiques (eau, vent) et des vecteurs biologiques (animaux pollinisateurs). La fécondation, autogamie ou allogame selon les cas, est une siphonogamie. Elle aboutit à la formation de 2 zygotes (double fécondation). Après la fécondation, l'ovule fécondé évolue en graine, unité de résistance et de dissémination déshydratée contenant un embryon et des réserves accumulées selon le cas dans le périsperme (rarement), l'albumen ou les cotylédons. L'ovaire du carpelle évolue en fruit sec ou charnu. La dissémination des graines ou des fruits est assurée soit par la plante elle-même soit par des vecteurs abiotiques (eau, vent) ou des vecteurs biologiques (animaux).

Attention

- La graine n'est ni un organe ni un organisme ; c'est une unité renfermant un organisme (embryon).
- Ne confondez pas gamétange et gamétophyte, sporange et sporophyte.
- Ne confondez pas méiospore et grain de pollen.
- Ne confondez pas les noms donnés aux gamètes femelles : oosphère chez les végétaux et ovule chez les animaux.
- Ne confondez pas gamète mâle et grain de pollen.
- Le pollen n'est pas une semence ; on ne doit donc parler que de dispersion du pollen pour la pollinisation.
- Ne confondez pas anémogamie et anémochorie.
- La pollinisation — dispersion du pollen — n'est pas une dissémination.
- Pour représenter ou commenter un cycle de reproduction, prenez appui sur les repères incontournables que sont la méiose et la fécondation.

- silique
- siphonogamie
- sporange
- sporophyte
- sporopollénine
- stigmate
- style
- synergides
- tégument
- tétrade
- tétraspore
- tube pollinique
- vie ralentie
- zoïdogamie
- zygote

Mots-clés

- acide abscissique
- akène
- albumen
- aleurone
- allogamie
- angiospermie
- antipodes
- anthère
- anthéridie
- anthéridiogène
- spermatozoïde
- archégone
- assise mécanique
- autogamie
- baie
- capsule
- carpelle
- caryopse
- cellule centrale
- cellule mère
- cellule végétative
- cycle
- déhiscence
- diplophase
- dissémination
- drupe
- embryon
- étamine
- exine
- fécondation
- filicophyte
- fleur
- fronde
- fruit
- gamétange
- gamète
- gamétophyte
- génération
- germination
- gousse
- graine
- haplophase
- intine
- méiose
- méiospore
- nucelle
- oosphère
- ovaire
- ovule
- périanthe
- péricarpe
- pétale
- pollen
- pollinisation
- protandrie
- prothalle
- reproduction sexuée
- réserves
- sac embryonnaire
- semence

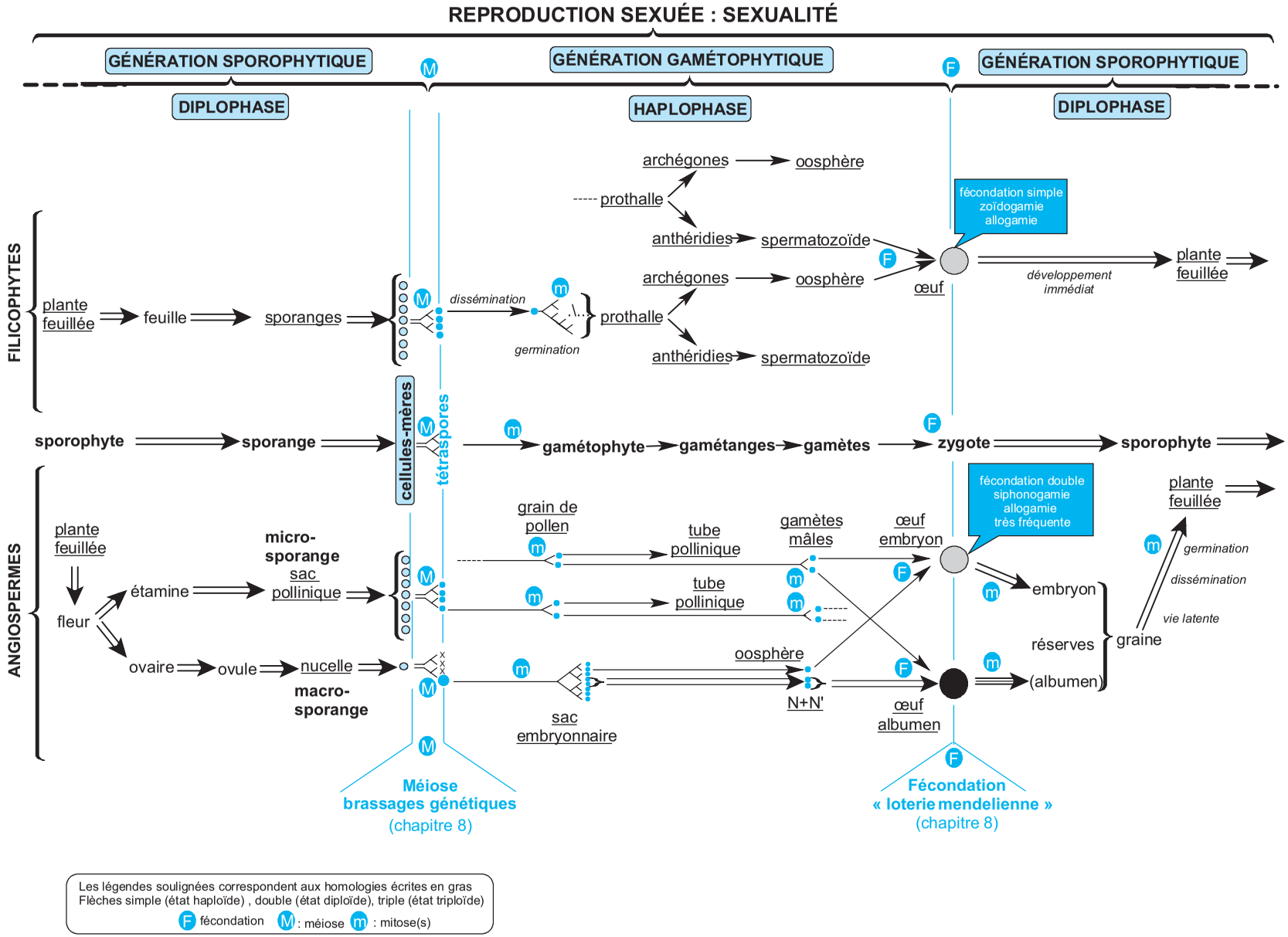


Figure de synthèse

S'ENTRAÎNER

Vrai/faux

		Vrai	Faux
1.	Le tube pollinique est guidé vers l'ovule par chimotactisme.	❑	❑
2.	Chez les végétaux, la fécondation est indépendante de toute phase aqueuse ambiante.	❑	❑
3.	Le carpelle est le macrosporange des angiospermes.	❑	❑
4.	L'étamine est le microsporange des angiospermes.	❑	❑
5.	Le sac embryonnaire est un gamétophyte mâle.	❑	❑
6.	Le vent et les insectes sont des pollinisateurs efficaces.	❑	❑
7.	Les espèces anémogames produisent peu de pollen.	❑	❑
8.	Chez les angiospermes, la fécondation permet la formation d'un zygote.	❑	❑
9.	Le fruit dérive de l'ovule après fécondation.	❑	❑
10.	Chez les angiospermes, la dissémination est assurée exclusivement par les graines.	❑	❑

Questions de synthèse

Les filicophytes et l'eau.

L'appareil végétatif du polypode et sa place dans le cycle de reproduction.

Notion de génération à partir de l'exemple des filicophytes.

Qu'est-ce qu'une graine ? (On s'appuiera sur les exemples des angiospermes et des pinophytes).

Morphologie florale et pollinisation.

L'angiospermie.

La vie d'un grain de pollen.

Analyse de documents

Exercice 5.1 : L'albumen du grain de maïs (*Zea mays*, poacées)

Le fruit des poacées est appelé caryopse (TP12) ; il contient une graine albuminée.

1. Rappelez l'origine cellulaire de l'albumen.

2. À l'issue du croisement de pieds de maïs AaBb X AaBb, quels sont les génotypes possibles pour l'albumen des différents grains de maïs ?

On supposera que les locus des gènes *A* et *B* sont portés par des chromosomes différents (ségrégation indépendante).

Exercice 5.2 : le pétunia (*Petunia violacea*, solanacées) possède 4 gènes *A, B, C, D* dont les locus sont situés à proximité les uns des autres sur le même chromosome (gènes liés). Pour chacun de ces locus, il existe un allèle dominant A, B, C ou D et un allèle récessif, respectivement a, b, c ou d. Un pied de génotype aBcD/AbCd est soumis à des rayons γ (gamma) puis croisé avec un pied de génotype abcd/abcd. Dans la descendance du croisement, les individus de phénotype dominant ABCD ne sont pas rares.

1. Rappelez l'effet des rayons γ sur le génome

2. Quelles sont les origines possibles des individus de phénotype ABCD de la descendance du croisement ? Quelle est l'origine la plus probable.

Exercice 5.3 : la formation du grain de pollen chez les angiospermes

1. Rappelez le mode de formation du pollen dans le cas général d'un pollen bicellulaire ;
La formation du pollen bicellulaire a été étudiée en présence ou en absence de colchicine (tableau 5.1).

Cellule initiale	[Colchicine]	Division de la microspore	Cellules formées	Aptitude à former un tube pollinique	Expression du gène *LAT52*
Microspore (N)	0	inégale	Cellule végétative	+	+
			Cellule générative	–	–
	Forte	aucune	1 cellule (2N)	+	+
	Faible	égale	2 cellules identiques (N)	+	+

2. Rappelez l'effet et le mode d'action de la colchicine (voir chapitre 11, ouvrage 1re année).

3. Analysez le tableau 5.1. Quelles sont vos conclusions sur :
- la mitose post-méiotique de la microspore dans la formation du pollen ;
- le rôle possible du gène *LAT52* chez la cellule végétative ?

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Multiplication végétative naturelle chez les angiospermes

CHAPITRE 6

Plan

6.1 Qu'est-ce que la multiplication végétative naturelle ?
6.2 Modalités de la multiplication végétative chez les angiospermes
6.3 Caractéristiques de la multiplication végétative
6.4 Place de la multiplication végétative dans le cycle de reproduction

Introduction

Dans le chapitre 5, nous avons défini la **reproduction sexuée** à travers les exemples de deux groupes de végétaux : les filicophytes et les angiospermes. Elle est caractérisée par l'alternance de deux événements cellulaires complémentaires : la tétrasporogenèse qui permet la gamétogenèse (formation des gamètes), et la fécondation (union de deux gamètes complémentaires formant le zygote). Parallèlement à cela se déroulent des événements chromosomiques : le brassage chromosomique lors de la méiose et le retour à l'état diploïde par la reconstitution des couples de chromosomes homologues lors de la caryogamie (fécondation).

Dans ce chapitre, consacré aux seules angiospermes, nous allons voir qu'il existe un autre mode de reproduction : la **multiplication végétative**.

- Qu'est-ce que la multiplication végétative naturelle ?
- Quelles sont les modalités structurales de la multiplication végétative naturelle ?
- Au-delà de la diversité de ses modalités, quelles sont ses caractéristiques physiologiques et moléculaires et leurs conséquences à l'échelle des populations formées ?
- Comment se place la multiplication végétative dans le cycle de reproduction des angiospermes ?

6.1 QU'EST-CE QUE LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE NATURELLE ?

6.1.1 Étude d'un exemple : la lentille d'eau

Il existe plusieurs espèces de lentilles d'eau ; *Lemna minor* (Lemnacées) est la plus commune. Elle vit à la surface de nos mares et étangs. Son appareil végétatif est réduit à une petite lame verte ou « fronde » (1 à 4 mm) flottant passivement et portant à sa face inférieure une unique racine (figure 6.1). La **floraison** est très rare ; la fleur, portée par la fronde, est réduite à un seul carpelle accompagné de deux étamines et le fruit ne contient qu'une graine. La reproduction sexuée est donc peu efficace pour la croissance des populations et la pérennité de l'espèce.

Pourtant, aux **conditions optimales** de la belle saison (lumière, température, eau riche en éléments nutritifs), la population double en 24 heures et, en quelques jours, la surface du plan d'eau peut se trouver partiellement ou totalement couverte de lentilles d'eau. La multiplication des individus est réalisée par simple **fragmentation** : de la fronde en croissance se détachent des fragments circulaires qui ont tous formé leur propre racine. Ce mode de multiplication qui ne fait appel qu'à l'**appareil végétatif** est appelé multiplication végétative. Dans le cas de la lentille d'eau, nous verrons plus loin que son mode de multiplication végétative s'apparente au marcottage.

6.1.2 Définition de la multiplication végétative

La multiplication végétative est une reproduction permettant, sans gamètes ni fécondation, la création d'organismes à partir **d'un seul organisme parental** de même espèce. Elle est aussi appelée reproduction agame, reproduction asexuée ou encore **apomixie** (du grec *apo* = à l'écart, hors de et de *mixis* = mélange). Le principe général illustré figure 6.2 est très simple : un **fragment** s'isole d'un individu parent (la **souche**) et reforme un individu complet.

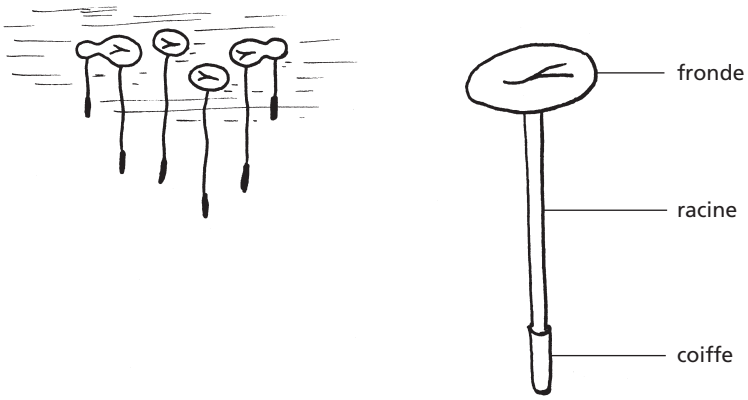


Figure 6.1 La lentille d'eau et sa multiplication végétative.
Lemna minor est une minuscule angiosperme ; son appareil végétatif d'échelle millimétrique est réduit à une « fronde » flottante portant à sa face inférieure une racine. La multiplication végétative est assurée par la fronde dont se détachent des fragments enracinés.



Figure 6.2 Principe général de la multiplication végétative naturelle.

Cependant, sous son apparente simplicité, la multiplication végétative des angiospermes présente des modalités très variées en fonction des structures mises en jeu (tableau 6.1). En général, elle ne se réalise qu'à partir de structures « somatiques » c'est-à-dire « végétatives », non impliquées dans la reproduction sexuée. En cela, elle se distingue nettement de la reproduction sexuée.

TABLEAU 6.1 MODALITÉS DE LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE NATURELLE CHEZ LES ANGIOSPERMES (CAHIER COULEUR P. 2)

Structures impliquées		Exemples abordés	Autres exemples
Organes végétatifs non spécialisés	Marcottage	Sceau de Salomon	Chiendent, muguet, iris, élodée, ronce, phragmite (roseau) …
	Bouturage	Opuntia	Sedum (crassulacées)
Organes végétatifs spécialisés	Stolons	Fraisier	Bugle, saxifrage, potentille, renoncule
	Bulbilles : – préformées dormantes ; – néoformées non dormantes (apoflorie, bulbilles foliaires)	– Ficaire, Ail cultivé – *Allium Moly*, –*Bryophyllum*	– Tulipe, – *Poa bulbosa* – Cardamine des prés
	Tubercules	Pomme de terre (stolons souterrains)	Tubercules racinaires (dahlia)
	Racines drageonnantes	Framboisier	Peuplier
Agamospermie	Embryons adventifs	Rutacées	Rosacées, astéracées

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Avant de poursuivre, deux points importants doivent être notés :

- Ce mode de **reproduction uniparentale** (intervention d'un seul parent) n'est pas le seul. Il existe en effet deux formes de reproduction uniparentale :
  – la reproduction sexuée autogame (chapitre 5, § 5.2.3b) et
  – la **parthénogenèse** dans laquelle des gamètes femelles se développent sans fécondation (§ 8.3.3).
- La bonne connaissance de la multiplication végétative naturelle a permis de développer une efficace **multiplication végétative artificielle** *in vivo* mais surtout *in vitro*.

Ces deux points ne seront pas abordés ici.

6.2 MODALITÉS DE LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE CHEZ LES ANGIOSPERMES

Dans la mesure du possible, nous limiterons chaque cas à un exemple représentatif.

6.2.1 Multiplication végétative à partir d'organes végétatifs non spécialisés

Étudiée à travers deux exemples, nous allons voir qu'il s'agit d'une simple **cassure** du végétal ; deux cas sont possibles selon la chronologie de l'enracinement des fragments formés.

a) Marcottage naturel

Le sceau de Salomon (*Polygonatum multiflorum*, liliacées) est une plante dont le **rhizome** (tige souterraine tubérisée) présente une croissance horizontale. La croissance en longueur de ce rhizome est assurée par le bourgeon axillaire le plus proche du bourgeon terminal (croissance sympodiale) mais la **ramification** est assurée par les bourgeons axillaires latéraux (figure 6.3). Lorsque la **cassure** accidentelle du rhizome ou la mort naturelle de ses parties les plus anciennes (nécrose) atteint une ramification, la séparation des rameaux conduit à autant de nouveaux individus. Ici, la cassure suit l'enracinement des fragments.

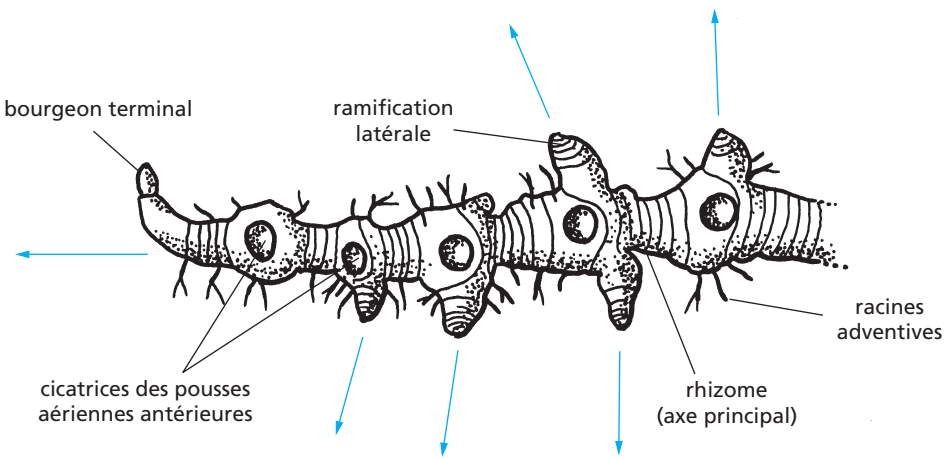


Figure 6.3 Le marcottage chez le sceau de Salomon.
Le rhizome du sceau de Salomon est une tige souterraine tubérisée à croissance horizontale. Chaque année, le bourgeon terminal forme une tige aérienne florifère et son bourgeon axillaire produit une nouvelle unité de végétation. Les autres bourgeons axillaires forment des ramifications ; lorsqu'elles se trouvent isolées de l'axe principal (cassure, nécrose), ces ramifications forment autant d'individus autonomes capables, à leur tour, de multiplication végétative. Les flèches (→) indiquent le sens d'élongation de l'axe principal et des ramifications.

On appelle **marcotte** un fragment d'organe végétatif qui s'enracine avant sa séparation d'avec la souche qui elle, conserve un appareil végétatif complet (appareils racinaire et caulinaire). Ce mode de multiplication végétative peut être généralisé à de très nombreuses plantes à rhizomes (chiendent, muguet, iris…).

b) Bouturage naturel

Le figuier de Barbarie (*Opuntia ficus-indica*, cactacées) est une plante dont les branches portent des rameaux aplatis appelés **raquettes**. Les raquettes forment sur leur bord des fleurs vivement colorées donnant des fruits sucrés comestibles (photos 1 et 2, cahier couleur p. 2).
Lors de la **cassure** naturelle ou accidentelle au niveau d'une ramification, une ou plusieurs raquettes tombent. La chute au sol est suivie de la néoformation de racines (des racines adventives apparaissent sur le bord d'une raquette) et de l'enracinement. Ici, la cassure précède la formation des racines et l'enracinement (figure 6.4).

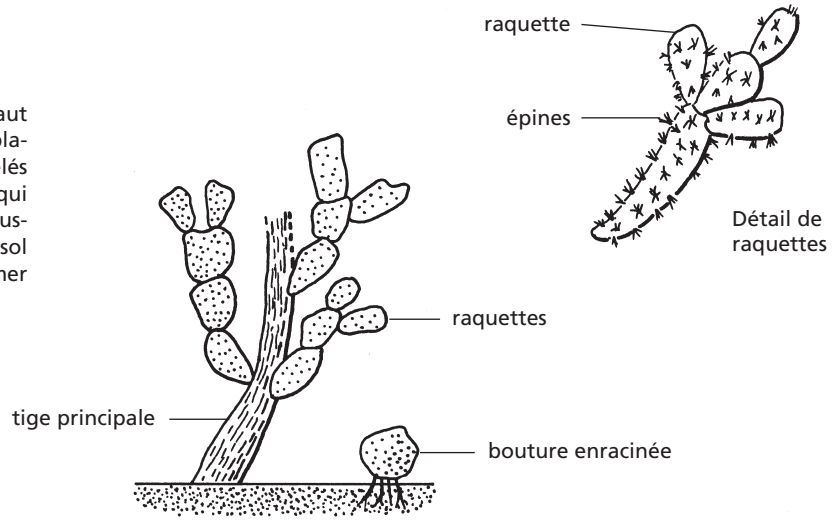


Figure 6.4 Le bouturage chez le figuier de Barbarie.

Cet arbuste de quelques mètres de haut porte sur ses branches des rameaux aplatis, charnus et hérissés d'épines, appelés raquettes (voir le dessin de détail) et qui ont donné à *Opuntia* le nom de « cactus-raquette ». Les raquettes tombées au sol sont capables de s'enraciner et de former de nouveaux plants complets.

On appelle **bouture** un fragment d'organe végétatif qui s'enracine après séparation d'avec la souche. Ce mode de multiplication végétative est également connu chez des Crassulacées (*Sedum* sp.).
En résumé on assiste dans les deux cas à la mise place de racines et à l'enracinement ; il y a donc organogenèse végétative à partir de structures du sporophyte et séparation. Cette **fragmentation** de l'appareil végétatif n'autorise qu'une expansion de proche en proche de la population sauf en milieu aquatique où les fragments peuvent être dispersés à distance par les courants (cas de la lentille d'eau). Cependant, même en milieu aérien, elle peut se révéler très efficace (cas des ronces *Rubus fruticosus* – rosacées – et des ronciers).
D'apparence anecdotique, c'est un mode de multiplication végétative très commun et très **efficace**. Le marcottage naturel (très fréquent) et le bouturage naturel (nettement plus rare) sont favorisés par le **port prostré** ou rampant et par l'aptitude à la ramification.

6.2.2 Multiplication végétative à partir d'organes végétatifs spécialisés

a) Stolons

Le fraisier (*Fragaria vesca*, rosacées) est une plante herbacée à tige courte porteuse de bourgeons produisant à la surface du sol des **rameaux grêles** à croissance horizontale, **entre-nœuds longs** et **feuilles réduites** ; ces rameaux sont appelés stolons. L'enracinement des stolons s'effectue le plus souvent au niveau du bourgeon terminal (figure 6.5) par des **racines néoformées** qui sont donc des racines adventives. Un nouvel individu s'isolera de la souche

Voir *Biologie 1re année*, TP12

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

suite à la nécrose du stolon. À son tour, cet individu deviendra capable de produire des stolons et participera ainsi à la multiplication végétative de l'espèce (photo 3, cahier couleur p. 2).
Ce mode de multiplication végétative est aussi connu chez de nombreuses angiospermes stolonifères (tableau 6.1).

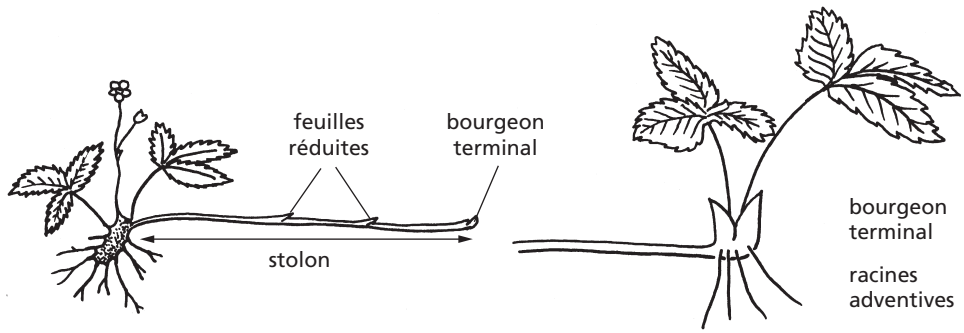


Figure 6.5 La multiplication végétative par stolons chez le fraisier.
Les stolons sont des tiges à croissance horizontale, aux entre-nœuds longs et aux feuilles réduites. Chez le fraisier, ils naissent à la base du pied et s'allongent à la surface du sol. L'enracinement du stolon s'effectue le plus souvent au niveau du bourgeon terminal qui formera un jeune pied puis s'affranchira de la souche.

b) Bulbilles (bourgeons dormants tubérisés)

➤ Bulbilles préformées

La ficaire (*Ficaria ranunculoides*, Renonculacées) offre un cas simple. Installées à l'aisselle des feuilles et formées à partir d'un bourgeon axillaire, les **bulbilles** sont de petits massifs charnus comportant une racine renflée riche en réserves, une courte tige et une ébauche de bourgeon (figure 6.6a). Elles se détacheront de la souche et se développeront au sol formant de nouveaux individus indépendants.

Voir *Biologie 1re année*, TP12

De nombreuses plantes à bulbes comme la tulipe (photo 4, cahier couleur p. 2) et l'ail cultivé forment des bulbilles dans leurs bulbes. Sous nos climats, l'ail cultivé (*Allium sativum*, Liliacées) ne fleurit pas contrairement aux espèces sauvages. Il se reproduit à partir de bulbes aux nombreux **bourgeons axillaires**. À l'automne, ces bourgeons axillaires sont gorgés de réserves et forment autant de bulbilles appelées « gousses d'ail » ; l'ensemble des gousses constitue une « tête d'ail » (figure 6.6b). Au printemps suivant, chaque gousse est à l'origine d'un nouveau plant enraciné au voisinage immédiat du bulbe donc du pied de l'année précédente.
Toutes ces bulbilles formées à partir de bourgeons axillaires sont chargées de réserves et ne se développeront qu'après une période de vie ralentie (dormance).

➤ Bulbilles néoformées

Allium Moly (Liliacées) mais aussi *Polygonum viviparum* (Polygonacées) et *Poa vivipara* (poacées) forment des inflorescences où se développent des bulbilles (figure 6.6c) à la place de certaines fleurs (phénomène appelé **apoflorie**). Tombée sur le sol, chacune d'elle forme des racines, s'enracine au sol et constitue une nouvelle plante feuillée. Il s'agit là de **bulbilles d'inflorescence** mais d'autres cas sont connus comme les **bulbilles foliaires** de la Cardamine des prés (brassicacées) et de *Bryophyllum* (Crassulacées) (figure 6.6d et photo 5, cahier couleur p. 2).
À la différence des bulbilles précédentes, ces bulbilles néoformées n'accumulent jamais de réserves et se développent sans phase de vie ralentie sur la plante mère. Elles s'en détachent lorsqu'elles ont atteint une organisation leur permettant une vie autonome et poursuivent leur croissance au sol, sous la plante mère.

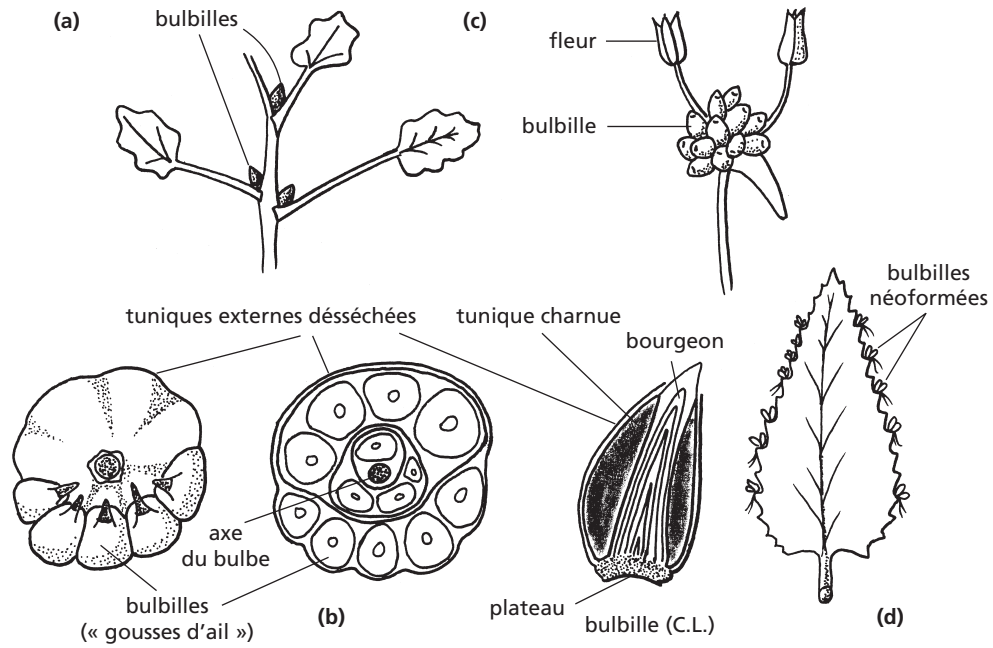


Figure 6.6 La multiplication végétative par bulbilles.

(a) Bulbilles de ficaire. Ces bulbilles sont formées à partir de bourgeons axilliaires dormants chargés de réserves.

(b) Bulbilles d'ail cultivé. Le bulbe de l'ail cultivé est fait de tuniques (bases foliaires) portant à leur aisselle 2 à 5 bourgeons axillaires. Ces tuniques minces finissent par se dessécher mais leurs bourgeons axillaires évoluent en bulbilles : ils accumulent des réserves qui seront utilisées au printemps suivant lors du développement de leur bourgeon (voir la coupe longitudinale de bulbille).

(c) Chez *Allium Moly* (liliacées), une inflorescence peut former des fleurs véritables mais aussi des bulbilles formées à la place de fleurs (apoflorie).

(d) Bulbilles foliaires chez *Bryophyllum*. Ces bulbilles formées à partir de cellules sous épidermiques du bord du limbe n'accumulent jamais de réserves et se développent immédiatement, sans vie ralentie.

Mais, dans tous les cas, une bulbille est un organisme végétal complet (tige, feuilles, racines) ; une embryogenèse complète est donc réalisée à partir de cellules végétatives du sporophyte.

c) Tubercules

La pomme de terre (*Solanum tuberosum*, Solanacées) est originaire d'Amérique du Sud ; ses tubercules lui confèrent un grand intérêt alimentaire.

Mis en terre, un tubercule « germe » et produit à partir de ses bourgeons (les « yeux » de la pomme de terre) des tiges à croissance verticale porteuses dans le sol de racines adventives et de feuilles réduites à des écailles. Hors du sol, ces tiges mettent en place de larges feuilles vertes. Dans le sol, à l'aisselle des écailles, des bourgeons axillaires se développent et forment des **stolons souterrains** (figure 6.7). À l'extrémité de ces stolons, des entre-nœuds accumulent des réserves amylacées issues des photoassimilats : c'est la **tubérisation**. Ainsi, les écailles et les bourgeons des tubercules témoignent de leur origine. Ultérieurement, les tubercules s'affranchissent de la souche par nécrose du stolon ; après une période de vie latente, leur « germination » formera de nouveaux plants de pomme de terre.

La multiplication végétative à partir de racines tubérisées est aussi réalisée chez le dahlia (astéracées).

Voir *Biologie 1re année*, TP12

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

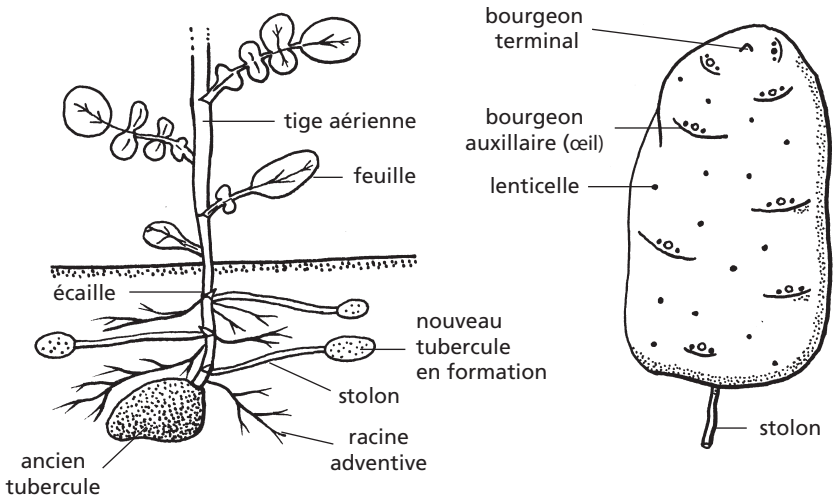


Figure 6.7 La multiplication végétative par tubercules chez la pomme de terre.
L'observation d'un tubercule de pomme de terre révèle en surface une couche de suber et ses lenticelles ainsi que des bourgeons : bourgeon terminal et bourgeons axillaires. C'est donc un organe caulinaire ; il dérive d'un stolon souterrain tubérisé. Chaque tubercule est capable de former un plant complet.

d) Racines drageonnantes

Les drageons sont bien connus chez le framboisier (*Rubus idæus*, rosacées). Autour d'un pied souche sortent du sol des tiges à croissance verticale vigoureuse : les **drageons**. Ceux-ci se développent à partir de **bourgeons adventifs** néoformés sur des racines appelées **racines drageonnantes** (figure 6.8). L'enracinement de ces drageons puis leur séparation de la plante mère en font des individus complets et indépendants.

Sur le plan histologique, les drageons ont une origine endogène (et non exogène comme c'est le cas pour les ramifications des tiges) : leur méristème est formé à partir de cellules du péricycle comme pour les racines secondaires.

Ce mode de multiplication végétative est aussi connu chez quelques angiospermes arborescentes comme le peuplier.

6.2.3 Multiplication végétative par embryons adventifs : l'agamospermie

Dans ce cas, la plante entame une véritable reproduction sexuée ; elle fleurit, met en place des ovules mais il s'y forme sans fécondation des embryons appelés **embryons adventifs**. Ces embryons adventifs sont viables et ont pour origine des cellules diploïdes (2N) de l'ovule (figure 6.9) :

- cellules 2N du tégument comme chez les potentilles (*Potentilla repens*, rosacées) ;
- cellules 2N d'un sac embryonnaire anormal formé sans méiose (et contenant donc uniquement des cellules aux noyaux diploïdes) comme chez le pissenlit et l'épervière (astéracées) ;
- cellules 2N du nucelle — cas le plus fréquent — comme chez les citronniers et les orangers (rutacées), les alisiers et les sorbiers (rosacées). Une conséquence est la polyembryonnie des graines : en général plusieurs embryons se forment dans la même graine et, chez les rutacées, coexistent l'embryon issu de reproduction sexuée et ceux issus d'agamospermie.

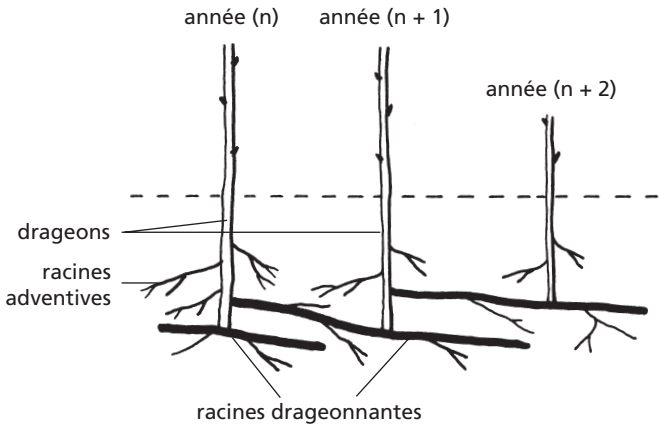


Figure 6.8 La multiplication végétative par drageons.

Les drageons sont des tiges à croissance verticale formées à partir de bourgeons adventifs néoformés sur des racines appelées racines drageonnantes. Ces drageons s'enracinent à leur tour par formation dans le sol de racines adventives ; affranchis de la souche, ils constituent autour d'elle une population dense de jeunes pieds.

L'agamospermie (du grec *agamos* = non marié et *sperma* = graine) n'est donc qu'un cas particulier d'apomixie. Ici, la reproduction sexuée est le plus souvent suspendue car il ne se forme pas de sac embryonnaire. Les plantes agamospermes (poacées, rosacées) produisent en général de grandes quantités de graines à embryons adventifs mais ne présentent pas de multiplication par les organes végétatifs.

Origine des embryons adventifs

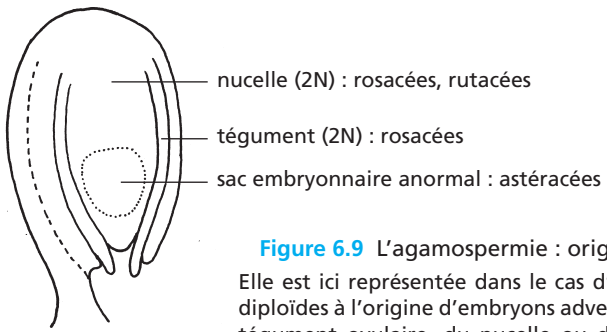


Figure 6.9 L'agamospermie : origine des embryons adventifs.

Elle est ici représentée dans le cas d'un ovule anatrope. Les cellules diploïdes à l'origine d'embryons adventifs proviennent selon le cas du tégument ovulaire, du nucelle ou d'un sac embryonnaire anormal aux cellules diploïdes. Chez les rutacées, l'agamospermie n'exclut pas la fécondation et une même graine peut renfermer de multiples embryons, embryons adventifs et embryons zygotiques.

Les **agrumes** (rutacées) constituent un cas à part : leurs ovules développent un sac embryonnaire normal et forment des graines où peuvent coexister l'embryon zygotique issu de fécondation et des embryons adventifs d'origine nucellaire (jusqu'à 40 par graine). Tous ces embryons sont morphologiquement identiques mais les embryons nucellaires sont dépourvus de suspenseur. Enfin sur le plan génétique, les embryons adventifs sont génétiquement identiques entre eux et à la plante mère mais ils diffèrent de l'embryon zygotique issu d'une fécondation (c'est-à-dire fruit d'un brassage génétique).

L'observation de graines embryonnées dans un fruit ne signifie donc pas forcément que la plante se reproduit par voie sexuée.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

6.3 CARACTÉRISTIQUES DE LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

6.3.1 Appareils végétatifs mis en jeu

De l'inventaire des modalités étudiées plus haut, plusieurs points forts de la multiplication végétative se dégagent.

Elle est souvent associée à une grande aptitude à la **ramification** car réalisée par des ramifications secondaires ou rameaux qui s'isolent de la tige principale (la ramification est très impliquée dans le marcottage). Il apparaît alors que le pouvoir de multiplication végétative est principalement défini par le pouvoir de ramification d'une tige, qu'elle soit aérienne ou souterraine. Ce lien entre multiplication végétative et ramification se retrouve dans la densité ou l'aspect des populations (**clones**) formées. Chez le sceau de Salomon, la ramification des rhizomes n'est pas très intense et les populations sont donc clairsemées. À l'inverse, chez le chiendent, l'iris, la primevère, le muguet ou la ronce, la ramification du rhizome ou des tiges aériennes est très intense et elle aboutit – après dégénérescence de la souche – à des peuplements denses et étendus. Chez certaines poacées des milieux humides (*Phragmites australis* ou roseau (photo 7, cahier couleur p. 2)) ou des dunes (*Ammophila arenaria* ou gourbet), un même clone peut couvrir des hectares, voire des kilomètres carrés.

Elle implique fréquemment des organes qui accumulent des **réserves** et sont souvent dormants : organes non spécialisés tels que les **rhizomes**, organes spécialisés tels que les **bulbilles préformées**, **tubercules** à parenchymes hypertrophiés.

ENCART 6.1

Des plantes envahissantes et des plantes utiles

Une multiplication végétative efficace peut se révéler, selon les plantes impliquées, utile ou néfaste aux activités et aménagements humains.

À ranger parmi les plantes néfastes, on peut citer la **jacinthe d'eau** *Eichornia crassipes* (monocotylédone, pontédériacées). Cette plante aquatique originaire d'Amazonie s'est répandue dans le monde entier ; c'est un bon exemple de plante invasive. Son expansion est favorisée par ses **stolons** réalisant une multiplication végétative très rapide et par ses flotteurs (base du pétiole renflée contenant une lacune aérifère) lui permettant de dériver au gré des courants. Elle peut constituer d'immenses tapis compacts de plusieurs mètres d'épaisseur faisant obstacle à la navigation.

Une autre plante invasive est la **jussie** (*Ludwigia repens* et *Ludwigia grandiflora*, onagracées) originaire d'Amérique tropicale. C'est une plante amphibie occupant les berges et les eaux calmes peu profondes. Elle réalise un **bouturage** très rapide à partir de simples fragments de rhizome, de tige voire de feuilles et devient rapidement envahissante. Elle forme alors des herbiers denses excluant les autres végétaux. Ces herbiers sont si monotones que la macrofaune de vertébrés (poissons, oiseaux) s'en écarte. Sur le plan écologique, elle entraîne une chute de la biodiversité et elle est, par sa biomasse exhubérante, à l'origine d'une nécromasse dont la dégradation aérobie conduit à l'anoxie des eaux. Il est difficile de s'en débarrasser car :

– ses racines et son rhizome profondément ancrés dans la boue des berges et du fond rendent le désherbage mécanique inefficace ;
– le rhizome et les graines, protégés du gel dans la boue, lui permettent de passer l'hiver et de former au retour de la belle saison de nouveaux herbiers ;
– les herbivores dédaignent cette plante qui ne fait pas partie de leur menu habituel ;
– les essais de désherbage chimique ne sont pas concluants.

Elle devient rapidement une gène pour la navigation, la pèche et le tourisme.

Parmi les plantes utiles, on peut citer l'**oyat** ou gourbet (*Ammophila arenaria*, poacées) et un **carex** (*Carex scutatus*, polygonacées). Ces 2 plantes réalisent une intense multiplication végétative par leurs **rhizomes** à entre-nœuds longs et à croissance rapide. Cette propriété leur permet une colonisation rapide de leur biotope et les rend utile à la fixation des **dunes** (oyat) et des **éboulis** en montagne (carex) dans les régions tempérées.

Elle ne permet le plus souvent qu'une extension de la population de proche en proche autour de la souche avec comme conséquence possible une compétition trophique entre les individus. Cela peut aboutir à l'exclusion de toute autre espèce si la souche est bien adaptée à son biotope (monotonie de certaines pelouses).

6.3.2 Aptitude à reconstituer une plante entière

Un fragment isolé doit – pour survivre – régénérer les parties manquantes. Qu'elle s'effectue avant ou après la séparation du fragment et d'avec la souche, comment s'effectue la régénération des structures manquantes ? La néoformation est totale lorsqu'il y a production de bulbilles par des feuilles. Les choses sont plus simples lorsque seule la formation de racines est nécessaire, ce qui est banal chez des rameaux qui portent naturellement des racines adventives. La formation des parties manquantes est autorisée par les capacités de dédifférenciation et redifférenciation de la cellule végétale ainsi que par sa totipotence.

a) La totipotence de la cellule végétale

Elle a été démontrée (figure 6.10) par les travaux de Frederick Steward (1950). Des cellules de phloème de racine de carotte sont mises en culture en présence de phytohormones (auxine, cytokinine). Elles prolifèrent et forment un massif de cellules indifférenciées ou cal ; c'est la **callogenèse**.

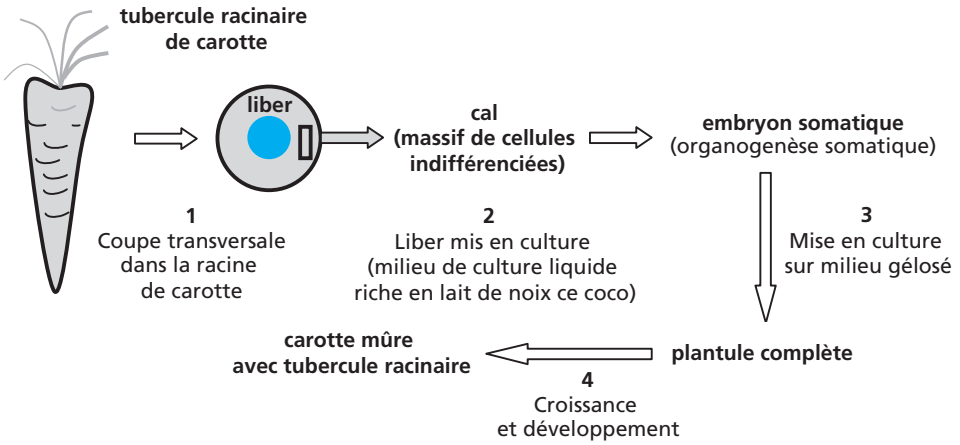


Figure 6.10 Expérience historique de Steward : démonstration expérimentale de la totipotence des cellules végétales.

Dans un tubercule racinaire de carotte des cellules de liber (phloème secondaire) sont prélevées. Elles sont mises en culture en présence de lait de noix de coco (milieu de culture liquide), lequel est riche en substances de type cytokinines. Ces cellules se mettent à proliférer en un cal qui s'organise en embryon somatique. Transféré sur un milieu de culture gélosé, cet embryon somatique se développe en une plantule puis une plante complète. Cette expérience démontre que, bien que différenciées, les cellules du phloème possèdent dans leur noyau toutes les informations génétiques permettant la formation de tous les types cellulaires de la plante. Cette propriété et des méthodes dérivées de la technique utilisée ici sont largement mises à contribution dans la multiplication végétative *in vitro*.

Ultérieurement, ce cal est placé dans des conditions (figure 6.11) permettant la différenciation de racines (**rhizogenèse**) et de bourgeons (**caulogenèse**).

À partir de cellules hautement différenciées s'est donc constitué un massif de cellules indifférenciées dont la différenciation aboutit à la formation d'un plant complet correctement structuré. Sur le plan cellulaire se sont succédées la dédifférenciation des cellules du phloème, l'activité

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

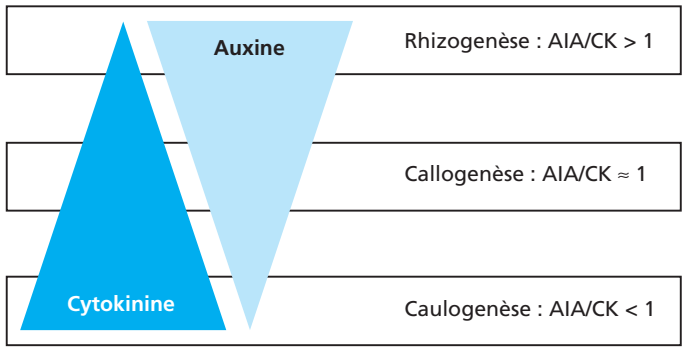


Figure 6.11 Les conditions de la régénération et de la néoformation (voir aussi figure de synthèse).

Les recherches en physiologie végétale (développement, phytohormones, multiplication végétative *in vitro*) ont permis de préciser les conditions de la régénération des parties manquantes et de la néoformation d'une plante complète. L'apport de phytohormones (activateurs de croissance) au milieu de culture est prépondérant, principalement auxines (AIA) et cytokinines (CK), ici représentées par des triangles figurant les gradients de leurs concentrations. La reprise de l'activité mitotique permet la formation d'un cal ; c'est la **callogenèse** et elle requiert un rapport AIA/CK ≈ 1. La **rhizogenèse** (induction de la formation de racines) exige un rapport AIA/CK > 1 alors que la **caulogenèse** (induction de la formation de méristème terminal caulinaire) exige un rapport AIA/CK < 1. Dans la réalité, les choses ne sont pas toujours aussi simples car il faut compter avec les auxines et cytokinines endogènes qui peuvent se révéler à des taux déjà suffisants pour l'un ou l'autre des différents phénomènes ; il faut donc adapter les conditions de culture (apports de phytohormones au milieu de culture) pour presque chaque espèce.

mitotique des cellules indifférenciées puis une phase de différenciation cellulaire aboutissant à la production des différentes populations cellulaires du végétal ; il y a eu organogenèse complète à partir de cellules somatiques.

b) La séquence dédifférenciation – mitoses – différenciation

Toute cellule végétale **vivante** différenciée et dotée d'un **noyau** est capable de se dédifférencier et de retrouver une activité de cellule méristématique c'est-à-dire de réaliser des mitoses. À partir du massif de cellules filles totipotentes peuvent se différencier toutes les populations cellulaires constitutives d'une plante (figure 6.12).

Les signaux déclenchant la dédifférenciation sont méconnus. La différenciation est placée sous le contrôle de signaux de position venant, au cours du développement, des cellules voisines (figure de synthèse). La fragmentation mise en jeu au cours de la multiplication végétative entraîne la perturbation ou la perte de ces informations de position et le retour à l'état indifférencié. La reprise de l'activité mitotique est placée sous le contrôle de régulateurs de croissance ou phytohormones (cytokinines, auxines) (figure 6.13)

Il faut donc retenir que la cellule végétale est totipotente et que sa différenciation est réversible tant qu'elle est vivante et nucléée. Ces deux propriétés sont largement mises en jeu dans la multiplication végétative.

6.3.3 Un mode de multiplication efficace

L'élodée du Canada (*Elodea canadensis*, hydrocharitacées) est une plante aquatique dioïque introduite en Europe en 1836 où l'on ne trouve que des pieds mâles. La reproduction sexuée y est donc impossible et tous les individus proviendraient — grâce à une multiplication végétative très active — d'un ou plusieurs pieds mâles importés. Après une période d'intense multiplication végétative qui lui a permis d'envahir tous les canaux d'Europe, l'élodée a régressé et elle est devenue rare de nos jours. Cet exemple historique montre que la multiplication végétative permet à un végétal aquatique d'occuper très rapidement tout l'espace disponible.

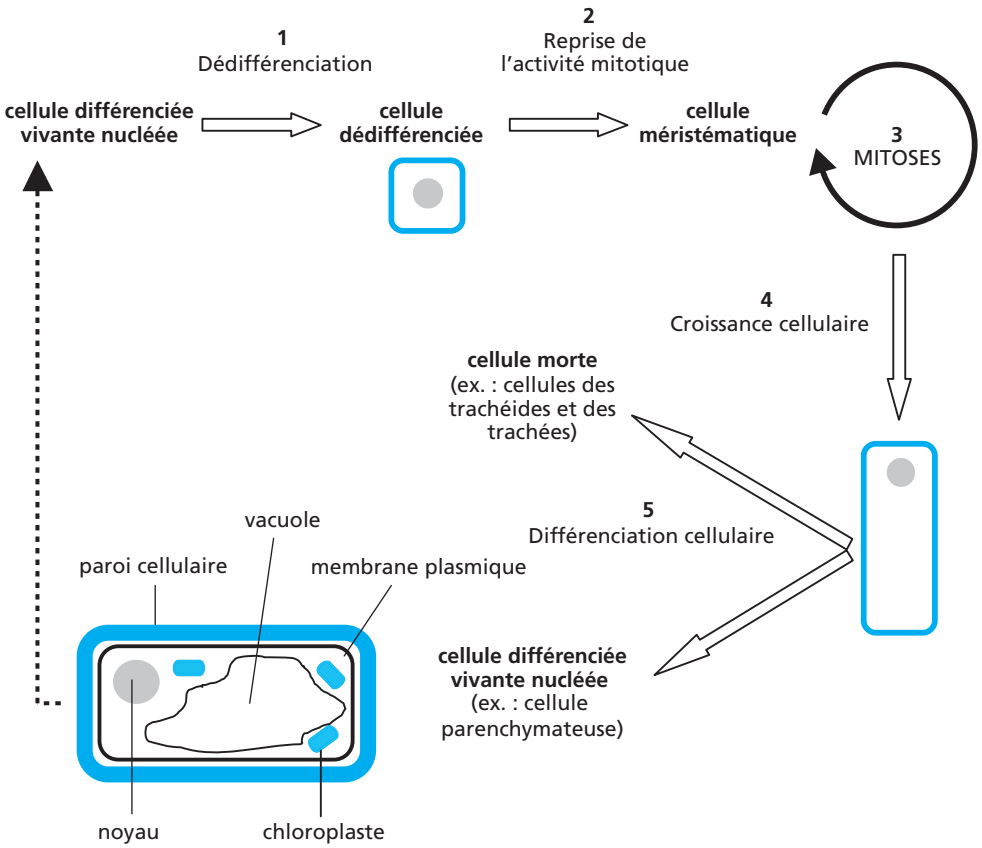


Figure 6.12 Dédifférenciation et retour à l'activité mitotique de la cellule végétale.
Toute cellule différenciée dotée d'un noyau est capable de se dédifférencier. La dédifférenciation cellulaire est caractérisée par une augmentation du rapport nucléo-cytoplasmique N/C, une diminution du volume des vacuoles et la transformation des plastes en proplastes.

Le peuplier, qui réalise sa multiplication végétative par racines drageonnantes, démontre que c'est aussi le cas en milieu terrestre. G. Ducreux cite l'exemple d'une forêt de peupliers trembles (*Populus tremula*) de 47 000 arbres couvrant 43 hectares (Utah, USA). Tous les individus y sont génétiquement identiques. C'est un même clone provenant sans doute d'un unique individu qui vivait il y a plusieurs milliers d'années. Le clone s'est alors étendu progressivement autour de cet individu désormais disparu.
Il en est de même pour des poacées des milieux humides (roseau *Phragmites australis*) ou des dunes (*Ammophila arenaria*) et chez des poacées gazonnantes (*Poa, Dactylis*), la forte élongation des stolons aboutit à des populations étalées dans lesquelles les individus d'abord unis par les stolons finiront par se séparer.

6.3.4 Conservation du génome

a) Isogénie de la descendance

Voir chapitres 9, 11 et *Biologie 1re année*, TP7

La recombinaison génétique qu'entraîne la reproduction sexuée est une source de variabilité génétique puisque de nouveaux génotypes apparaissent du fait de la méiose et de la fécondation. À l'opposé, la multiplication végétative maintient la **constance du patrimoine génétique** puisque seuls sont impliqués des phénomènes de mitose. Les populations formées sont donc

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

constituées d'individus génétiquement identiques : l'apomixie conserve le génotype parental et reproduit à l'identique les individus d'une espèce donnée. On appellera **clone** végétal un ensemble d'individus issus du pied-mère ou souche par voie de multiplication végétative ; ce thème sera repris et complété dans le chapitre 8 (Aspects chromosomiques et génétiques de la reproduction).

Cette stabilité génétique est recherchée par les horticulteurs et arboriculteurs qui désirent conserver et propager une variété intéressante pour ses qualités (rendement, qualités nutritives, organoleptiques, ornementales, industrielles, rusticité…). En outre, les jeunes plants obtenus par multiplication végétative atteignent la maturité (floraison) beaucoup plus vite que ceux issus de graines qui passent par un état juvénile de plusieurs années.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 9

Cette stabilité génétique des clones est pourtant menacée du fait des **mutations** qui touchent les génomes nucléaire, mitochondrial et chloroplastique des cellules végétales.

b) Phénomènes de dépérissement

Les modalités de la multiplication végétative n'établissent aucune barrière à la propagation des **parasites** (champignons, bactéries, virus) et donc aux **maladies** qu'ils entraînent. La multiplication d'un individu malade ou peu résistant aux parasites engendre donc un clone malade ou peu résistant. Un cas historique en est l'illustration : les variétés de la pomme de terre cultivées en Europe au XIXe siècle étaient en majorité sensibles à *Phytophtora infestans*, agent du mildiou. Quand, dès 1845, ce parasite a envahi l'Europe en provenance du Mexique, les cultures européennes furent très touchées comme en Irlande où la population fut durement affectée (famine, émigration).

Le dépérissement que l'on peut observer chez des clones vieillisants trouve aussi son origine dans les mutations somatiques le plus souvent défavorables. Quand ces mutations somatiques affectent un méristème se développant en stolon ou en bulbille, la mutation tend à se propager. L'accumulation de mutations somatiques défavorables peut conduire au dépérissement des individus porteurs et des clones qui en sont issus. À l'inverse, les graines produites par reproduction sexuée sont rarement atteintes et donnent des populations saines. À terme, aucune espèce ne peut survivre par la seule multiplication végétative dans les conditions naturelles sans qu'intervienne de temps en temps la reproduction sexuée qui permet de s'affranchir des parasites et de constituer de nouveaux génotypes bien adaptés (tri de la descendance effectué par la sélection naturelle).

6.4 PLACE DE LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE DANS LE CYCLE DE REPRODUCTION

Quelle stratégie de reproduction adoptent les angiospermes : multiplication végétative, reproduction sexuée ou les deux en parallèle ?

La multiplication végétative ne manque pas d'avantages : elle est plus rapide et plus efficace que la reproduction sexuée car elle en évite les étapes délicates (pollinisation, fécondation, germination) et les stades fragiles (fleur, embryon). De plus, quand le végétal occupe un environnement particulièrement favorable, cela signifie que son génome est bien adapté à ce milieu et dans ce cas, la réussite de la multiplication végétative y est totale puisqu'elle s'effectue (sauf mutations) avec le maintien du patrimoine génétique. Dans ce cas, le filtre de la **sélection naturelle** ne joue pas, alors qu'il ferait disparaître de nombreux génotypes issus d'une reproduction sexuée et/car non adaptés à ce milieu.

6.4.1 Angiospermes à reproduction sexuée

La multiplication végétative est rare chez les plantes annuelles et les plantes bisannuelles.

En revanche, de nombreuses plantes vivaces ont, en plus de leur reproduction sexuée, une multiplication végétative active (figure 6.13).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

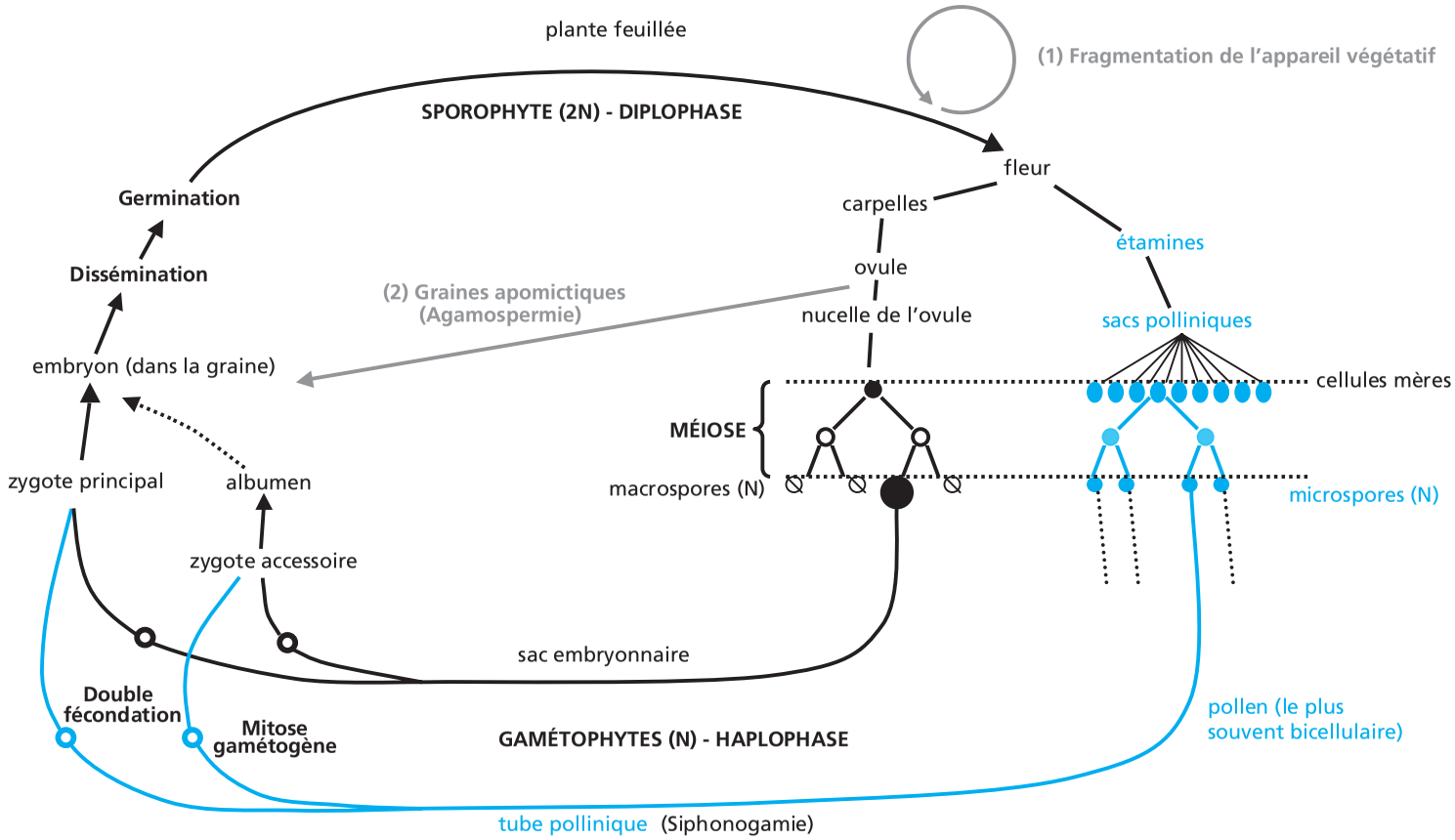


Figure 6.13 La place de la multiplication végétative dans le cycle de reproduction des angiospermes.

Dans ce cycle de reproduction, la multiplication végétative permet la multiplication du sporophyte. Elle est réalisée selon 2 voies (en gris) : par fragmentation de l'appareil végétatif donc à partir de cellules diploïdes du sporophyte (1) et par la production de graines apomictiques à partir de cellules diploïdes (2N) de l'ovule (2). Notez deux points importants : – de nombreuses angiospermes sont capables d'assumer simultanément reproduction sexuée et multiplication végétative ; – ce cycle ne fait pas apparaître l'allogamie, très commune chez les angiospermes.

Parmi les vivaces, les espèces arborescentes ont en général un faible pouvoir de multiplication végétative mais il existe des exceptions notables (peupliers). Chez les herbacées vivaces, la multiplication végétative est très fréquente ; ainsi, le trèfle rampant (*Trifolium repens*, fabacées) se multiplie par stolons et se reproduit par voie sexuée. Le végétal est alors capable de faire face aux conditions climatiques : quand elles ne lui permettent pas de se reproduire par voie sexuée, l'apomixie lui offre des possibilités de multiplication dans l'attente de conditions meilleures.

6.4.2 Angiospermes sans reproduction sexuée

Certaines angiospermes ne peuvent se reproduire que par voie de multiplication végétative.
C'est le cas d'**espèces dioïques** aux partenaires trop éloignés pour assurer leur reproduction sexuée ; il existe ainsi des populations unisexuées formées par la multiplication végétative d'un seul individu (ex. : clone d'ortie dioïque d'un seul sexe). Ces végétaux temporairement apomictiques conservent leur aptitude à la reproduction sexuée.
Cela concerne aussi de nombreuses variétés cultivées dont les fruits sont parthénocarpiques (ananas, banane). Ces variétés agronomiques sélectionnées et conservées par l'humain ne seraient probablement pas viables dans la nature.

RÉVISER

L'essentiel

La multiplication végétative naturelle ou apomixie présente des modalités très variées : fragmentation, intervention d'organes spécialisés (stolons, bulbilles, tubercules, drageons) ou d'embryons adventifs. Elle est fortement liée au pouvoir de ramification et à l'aptitude à former des organes adventifs (organe apparaissant sur un organe de nature différente ; ex. racine formée sur une tige). Elle n'implique sur le plan cellulaire que des phénomènes mitotiques donc sur le plan moléculaire la seule réplication semi-conservative de l'ADN. À partir d'un individu souche se forme — sauf en cas de mutations — une population d'individus génétiquement identiques entre eux et à la souche appelée clone. Ces deux aspects la distinguent nettement de la reproduction sexuée.
De nombreuses angiospermes sont capables de conduire en parallèle la reproduction sexuée et la multiplication végétative.

Attention

- Ne réduisez pas un exposé sur la multiplication végétative des angiospermes à la seule diversité de ses modalités.
- De nombreuses angiospermes réalisent la multiplication végétative ; elles n'en sont pas pour autant stériles et sont aptes à réaliser les deux types de reproduction (sexuée et végétative).
- Ne considérez pas la multiplication végétative comme un phénomène négligeable en regard de la reproduction sexuée ; elle est souvent d'une efficacité bien supérieure.
- Seule la reproduction sexuée permet de constituer de nouvelles associations alléliques capables de s'adapter à de nouvelles conditions de vie.
- Le terme « reproduction » présente plusieurs sens : multiplication à l'identique d'un individu souche dans le cas de l'apomixie, création d'un individu original par reproduction sexuée (procréation).

Mots-clés

- agamospermie
- apoflorie
- apomixie
- bourgeon
- bouturage
- bulbille
- cal
- callogenèse
- caulogenèse
- clone
- dédifférenciation
- différenciation
- drageon
- isogénie marcottage
- mitose
- néoformation
- racine
- rhizogenèse
- rhizome
- stolon
- tubercule
- totipotence

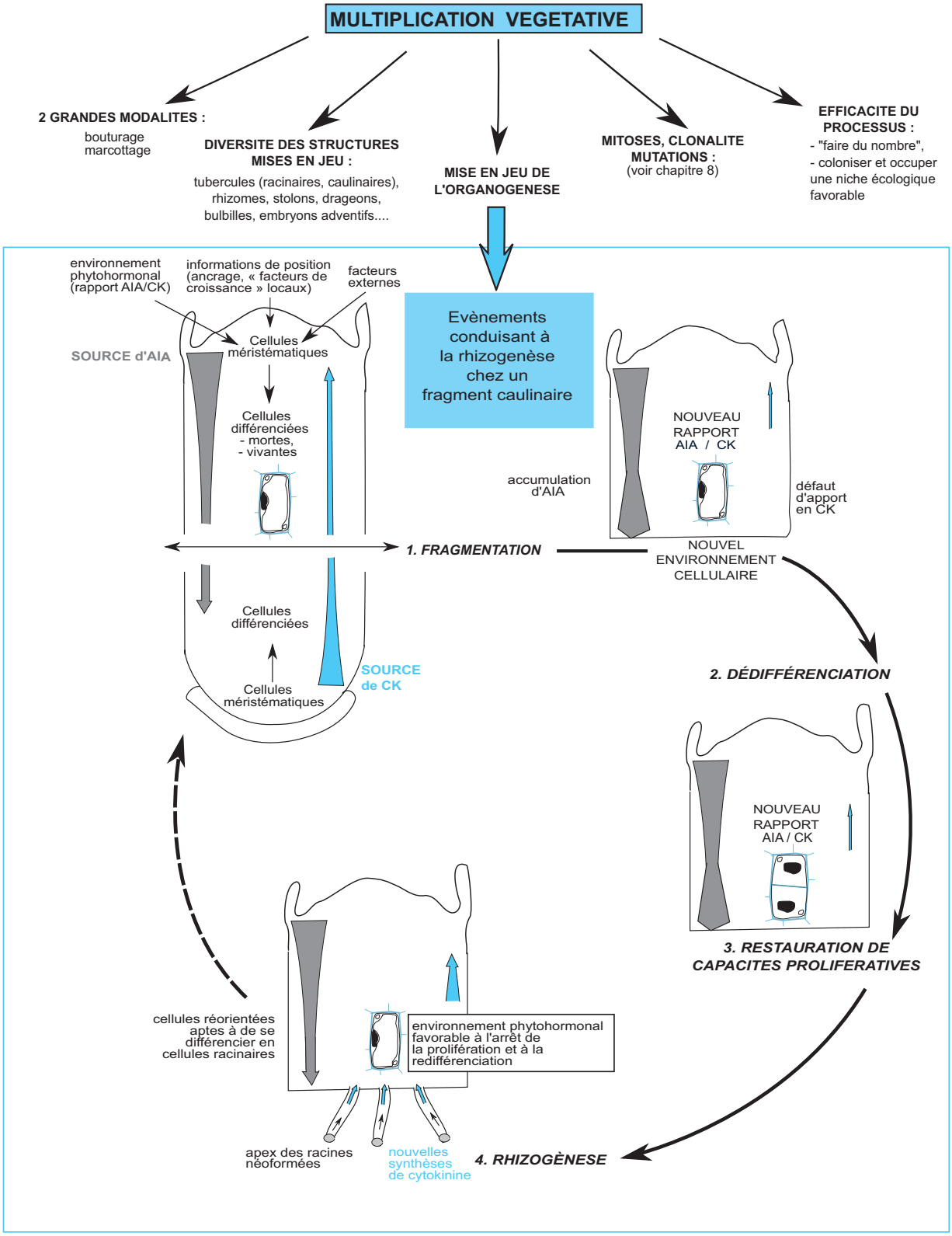


Figure de synthèse

S'ENTRAÎNER

Vrai/faux

	Vrai	Faux
1. La multiplication végétative des angiospermes n'implique en aucun cas les ovules.	❑	❑
2. L'apomixie permet la formation de populations isogéniques.	❑	❑
3. Chez les angiospermes à multiplication végétative, l'aptitude à la reproduction sexuée est définitivement perdue.	❑	❑
4. L'apomixie est inconnue chez les angiospermes aquatiques.	❑	❑
5. Le clonage naturel ou artificiel est inconnu chez *Pietrus peycruensis* (burdigaliacées).	❑	❑

Questions de synthèse

À partir de l'exemple des angiospermes, dressez un tableau comparatif de la reproduction sexuée et de la multiplication végétative.

À partir d'exemples, montrez l'importance biologique des bulbes.

Les rameaux : organisation, croissance et place dans la multiplication végétative.

Analyse de documents

Exercice 6.1 : *Asplenium bulbiferum*, une filicophyte

La multiplication végétative naturelle n'est pas l'apanage des angiospermes. La figure 6.14 montre comment elle est réalisée chez *Asplenium bulbiferum*, filicophyte tropicale. Commentez ce document. Quelles sont les structures mises en jeu ?



Figure 6.14 Multiplication végétative chez *Asplenium bulbiferum*.

Exercice 6.2 : la figure 6.15 présente une technique de multiplication végétative artificielle dans laquelle un rameau aérien est mis en terre. À quel type de multiplication végétative naturelle est-elle apparentée ?

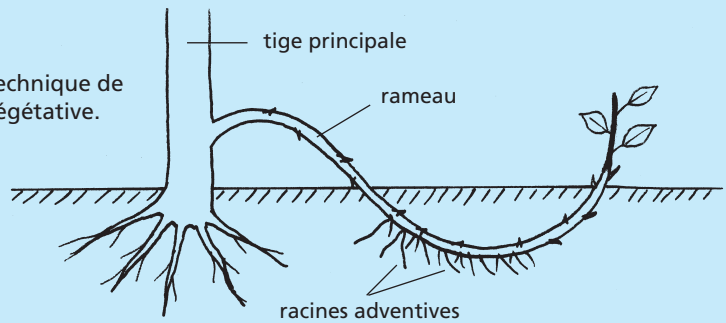


Figure 6.15 Une technique de multiplication végétative.

Reproduction sexuée chez les mammifères : gamètes et fécondation

CHAPITRE 7

Plan

7.1 Gamétogenèse
7.2 Rapprochement du spermatozoïde et de l'ovocyte II
7.3 Reconnaissance intraspécifique et fusion du spermatozoïde et de l'ovocyte II
7.4 Conséquences de la fusion du spermatozoïde et de l'ovocyte II

Introduction

La reproduction est la fonction fondamentale de toute vie parce qu'elle assure la continuité de l'espèce. Au niveau moléculaire, la reproduction implique une mémoire inscrite dans l'ADN génomique. Au niveau de l'individu, il existe deux modalités distinctes :

1. Un être donne, par divers moyens, un autre être exactement semblable à lui-même. Cette reproduction, dite **asexuée**, est courante chez les végétaux et chez les animaux à organisation simple (chapitre 6). Asexué signifie qu'il n'y a pas dans ces cas de phénomènes de sexualité : pas de formation de gamètes, pas de fécondation ni de rencontre d'un partenaire. Les deux organismes fils qui en résultent sont génétiquement semblables.

2. Un individu élabore des cellules particulières : des **gamètes**, ce sont des cellules **sexuées**, élaborées par des organismes de sexe différent. Les gamètes d'animaux de sexe différent appartenant à la même espèce fusionnent au cours de la **fécondation** et forment un œuf. Chaque gamète apporte un seul exemplaire (n) du génome de l'espèce alors que les cellules d'origine sont diploïdes (2n). Le passage de 2n à n est réalisé par deux divisions particulières au cours de la méiose. Ces mécanismes, ainsi que le retour de n à 2n par la fécondation sont à la base de la diversité génétique au sein d'une espèce.

- Comment les gamètes sont-ils mis en place ?
- Quels sont les processus structuraux et biochimiques qui assurent la fécondation ?
- Comment est-elle cantonnée à l'espèce ?
- Quelles en sont les conséquences ?

Nous ne traiterons dans ce chapitre que de la reproduction sexuée chez les mammifères chez lesquels toutes les espèces sont gonochoriques (les individus sont soit mâle, soit femelle). Cette différenciation sexuelle obéit à une détermination génétique liée aux chromosomes sexuels. La genèse des gamètes, ou **gamétogenèse** sera décrite dans les deux sexes, puis le cheminement des gamètes, leurs transformations au cours de leur cheminement dans les tractus génitaux et leur fusion seront étudiés en prenant essentiellement l'exemple de l'espèce humaine. Les aspects génétiques et chromosomiques seront abordés au chapitre 8.

7.1 GAMÉTOGENÈSE

7.1.1 Spermatogenèse au sein du testicule

a) Contexte structural (TP5)

La spermatogenèse se déroule dans les gonades mâles ou testicules. Dans le TP8 de l'ouvrage de 1re année, la position anatomique des testicules a été décrite chez la souris. Rappelons ici la continuité anatomique entre le testicule et les voies génitales. Au cours de la vie fœtale et périnatale, les testicules d'une origine abdominale haute, migrent en position extra-abdominale dans le scrotum.

Voir *Biologie 1re année*, TP8, encart TP8.2

Les testicules sont d'origine mésodermique mais les cellules qui formeront les gamètes appartiennent à une lignée à part (encart 7.1). Les gonades sont entourées par l'albuginée et des tuniques. L'albuginée est de nature fibreuse, elle contient des cellules musculaires lisses qui se contractent spontanément tous les quarts d'heure chez l'Homme. Sur des coupes histologiques qui seront observées au cours du TP5, le testicule se présente comme un assemblage de tubes

sinueux emballés dans un tissu conjonctif interstitiel. La spermatogenèse, se déroule à l'intérieur de ces 300 à 1 200 longs tubes : les **tubes séminifères** (figures TP5.34 à 36, cahier couleur p. 15). Ce sont des tubes en cul-de-sac, de 200 µm de diamètre, limités par :

- une basale,
- une ou plusieurs assises de cellules myoïdes circulaires et longitudinales qui se contractent spontanément toutes les minutes environ,
- une couche de collagène et des vaisseaux sanguins et lymphatiques.

La spermatogenèse se fait selon une évolution centripète, à partir de cellules souches qui bordent la paroi des tubes. Ces cellules se multiplient et migrent vers le centre du tube. Les spermatozoïdes sont libérés dans la lumière des tubes, ils quittent les testicules par les canalicules efférents et gagnent l'épididyme. Entre les tubes séminifères se trouve un tissu conjonctif interstitiel qui emballe des vaisseaux sanguins et lymphatiques, des cellules libres et des cellules endocrines : les cellules de Leydig qui sécrètent les hormones mâles (dont la testostérone de nature stéroïdienne). Le volume du tissu interstitiel est d'environ le tiers du volume testiculaire.

ENCART 7.1

La lignée germinale

Les cellules germinales sont une lignée cellulaire à part, qui apparaît assez tôt au cours du développement embryonnaire et dont descendent les gamètes. Elles apparaissent en dehors des gonades et y migrent au cours du développement embryonnaire. Chez les mammifères, ces cellules sont reconnaissables par leur aspect : elles sont plus volumineuses que les cellules somatiques, leur noyau rond contient un volumineux nucléole, leur cytoplasme est riche en phosphatase alcaline, en glycogène et en estérases. Elles sont désignées sous le nom de Cellules Germinales Primordiales (CGP) tant qu'elles son extérieures aux gonades. On les repère chez l'embryon humain de 3 semaines au niveau de la vésicule ombilicale où on en dénombre 20 à 50. Elles migrent par des mouvements améboïdes et se multiplient. Les CGP se dirigent vers l'intestin postérieur et le mésentère dorsal. À 30 jours, elles sont situées au niveau des reins puis 1 700 environ gagnent les ébauches des gonades. Au cours de ces migrations, beaucoup s'égarent.

Selon des modalités différentes, cette migration des CGP s'observe chez la plupart des animaux ; les diblastiques font exception (ce qui est évident puisqu'il n'y a pas différenciation d'organes).

b) Grandes étapes de la spermatogenèse

L'essentiel de cette étude morphologique sera acquis par l'observation de coupes histologiques (TP5).

➤ Multiplication

Au cours de la vie fœtale, des spermatogonies souches ont migré dans les ébauches des tubes séminifères. La spermatogenèse débute à la puberté, elle peut produire en théorie un nombre infini de gamètes durant toute la vie. Chez l'Homme, la spermatogenèse dure 74 jours. Les spermatogonies souches sont situées en périphérie des tubes, entre de grosses cellules de forme plus ou moins coniques qui s'étendent de la basale à la lumière : les **cellules de Sertoli** qui n'évoluent pas en gamètes mais ont une fonction primordiale dans la gamétogenèse. Les cellules souches se divisent, une cellule fille redonne une cellule souche, l'autre s'engage vers la spermatogenèse. Selon l'allure du noyau et sa densité en chromatine, on distingue plusieurs catégories de spermatogonies, les gonies A, souches, à noyau sombre se divisent en gonie A souche et en gonie A à noyau pâle puis ces dernières se divisent et donnent des gonies B, elles se divisent à leur tour et les cellules filles se transforment en **spermatocytes I**. Les cellules issues d'une même cellule souche établissent des relations cytoplasmiques et elles évoluent de façon synchrone. La durée des multiplications goniales est de 24 à 27 jours. Le stock de base est constamment renouvelé (figures 7.1 et 7.2 et figures TP5.34, 5.35 et 5.36, cahier couleur p. 15).

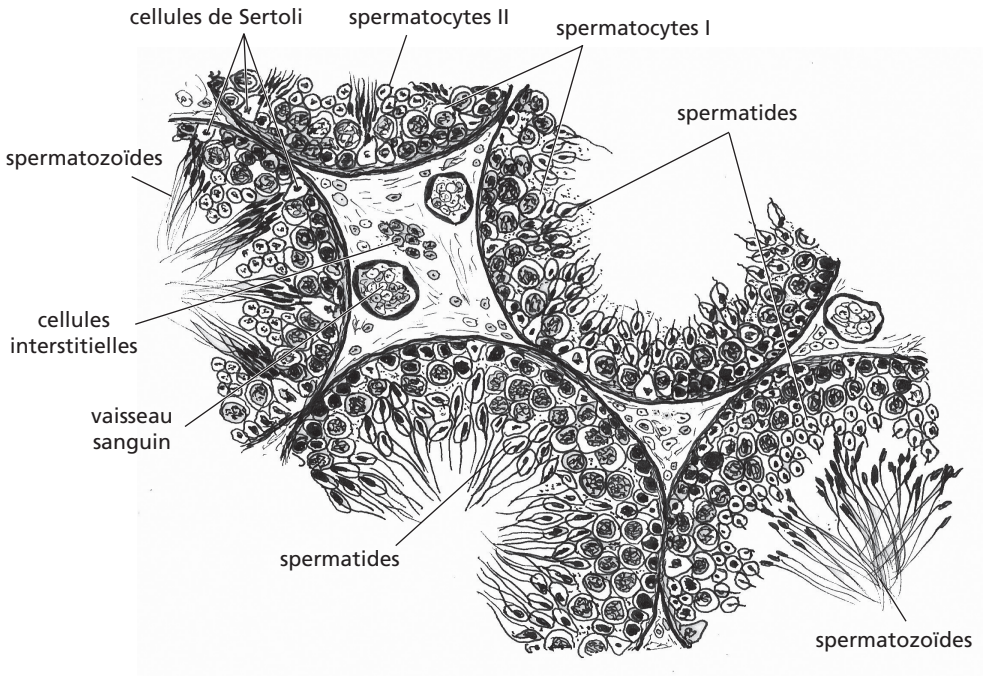


Figure 7.1 Coupe dans un tube séminifère observée au microscope photonique.

Remarque : le nombre de multiplications goniales varie suivant les espèces : de 4 à 6 chez les mammifères, si bien que le nombre de spermatides produites à partir d'une gonie sera très différent.

➤ Méiose

Les spermatogonies sont des cellules diploïdes. La méiose débute dans les spermatocytes I. Comme nous le détaillerons au chapitre 8, c'est au cours de cette étape que s'apparient les chromosomes homologues, soulignons ici que cela est vrai également pour les chromosomes sexuels X et Y. Les **spermatocytes I** (ou spermatocytes de premier ordre) évoluent en cellules volumineuses (20 µm), à noyau sphérique contenant plusieurs nucléoles et 2n chromosomes formés chacun de 2 chromatides. Les spermatocytes I ont une durée de vie de 23 jours. Ils se divisent en 2 **spermatocytes II**, ce sont des cellules sphériques, de 10 µm, à noyau rond contenant n chromosomes formés de l'accolement de 2 chromatides, leur durée de vie n'est que de un jour. La brièveté de ce stade explique qu'il soit rare sur les préparations histologiques Les spermatocytes II se divisent et donnent chacun deux **spermatides** dont le noyau contient n chromosomes formés chacun d'une seule chromatide. Chaque spermatide se différencie en un spermatozoïde. Cette différenciation est appellée **spermiogenèse** (à ne pas confondre avec la spermatogenèse), elle dure vingt-trois jours (figure 7.2). Les tailles des noyaux reflètent leur ploïdie. Soulignons que ces divisions méiotiques se déroulent sans blocage ou arrêt.

Les spermatogonies sont à la périphérie des tubes, les spermatocytes I se rapprochent de la lumière du tube, les spermatocytes II s'en rapprochent encore et les spermatides sont à son niveau. Ce mouvement centripète est dû aux cellules de Sertoli qui jouent un rôle indispensable dans la spermatogenèse. Les cellules qui donneront les gamètes sont enchâssées dans des dépressions des cellules de Sertoli. Ces dernières établissent des relations trophiques avec les spermatogonies et les spermatocytes par des jonctions d'ancrage et des jonctions communicantes. Des jonctions serrées situées à la base des cellules de Sertoli les maintiennent entre

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

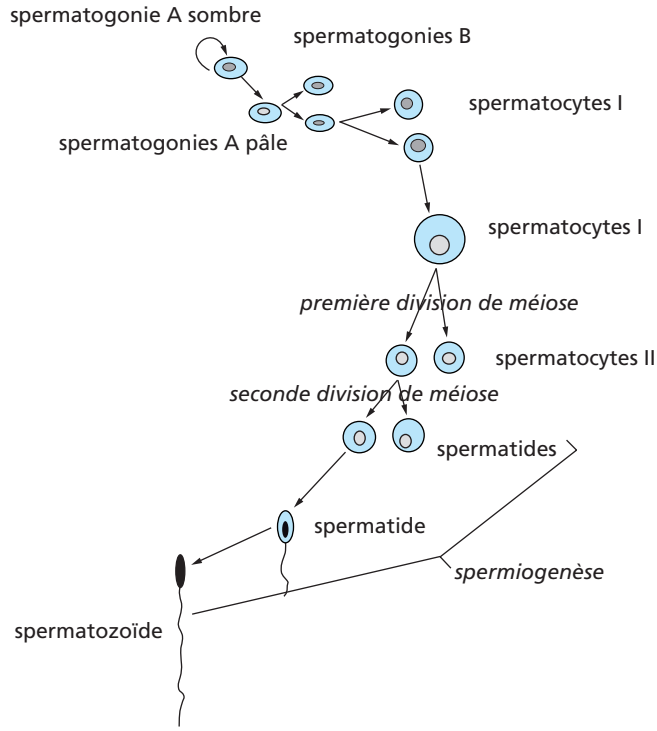


Figure 7.2 Schéma résumant les étapes de la spermatogenèse (exemple de l'espèce humaine).

elles et déterminent deux compartiments : l'un basal qui contient les gonies et les spermatocytes I en début de prophase méiotique et l'autre central qui contient les autres spermatocytes et les spermatides. La méiose débute dans les spermatocytes I après le passage des complexes jonctionnels qui séparent ces deux compartiments. Des mouvements cytoplasmiques des cellules de Sertoli permettent le déplacement des spermatocytes et des spermatides, de plus elles assurent l'apport trophique nécessaire à la croissance des spermatocytes et elles éliminent les cellules qui périclitent (figure 7.3).

➤ Différenciation ou spermiogenèse

La différenciation du gamète mâle s'effectue à partir d'un spermatide, cellule haploïde, de 10 µm de diamètre, selon des étapes bien codifiées : huit chez l'Homme, dix-neuf chez le rat. Les différents organites évoluent de façon particulière (figure 7.4).

Appareil de Golgi

Il montre les manifestations les plus précoces de la spermiogenèse. Des granules apparaissent à l'intérieur des vésicules golgiennes, elles confluent pour former des vésicules acrosomiales qui contiennent un gros granule dense aux électrons. La confluence s'effectue au pôle apical du noyau, c'est-à-dire en direction de la périphérie du tube séminifère. La vésicule acrosomiale s'applique contre l'enveloppe nucléaire qui, à ce niveau, s'épaissit. La vésicule acrosomiale s'étale sur une partie du noyau et s'accole au feuillet externe de l'enveloppe nucléaire. Cet ensemble et le matériel dense aux électrons de la vésicule acrosomiale forment le capuchon acrosomial, ou **acrosome** (figure 7.4, étapes 1 à 3).

Noyau

Le noyau, de forme sphérique, à chromatine dispersée, devient ovoïde et aplati à chromatine dense. Les histones sont remplacées par des protéines de transition, remplacées à leur tour par des protamines phosphorylées issues du cytoplasme. Déphosphorylées dans le noyau, elles

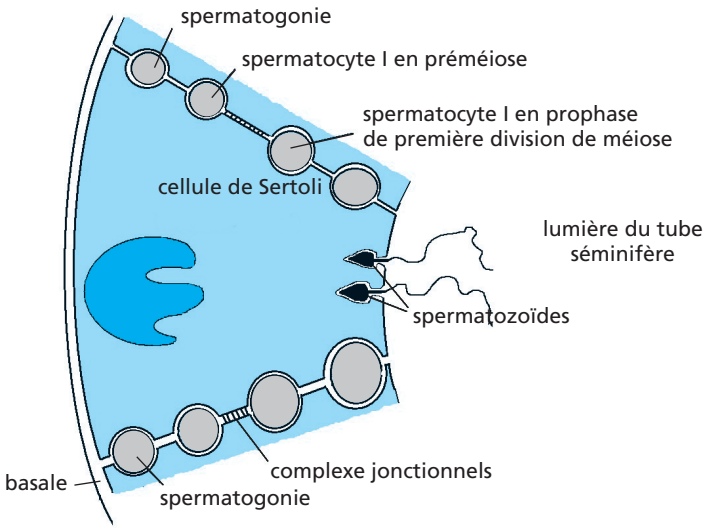


Figure 7.3 Rapport entre les cellules de Sertoli et les spermatocytes.

sont responsables de la compaction de la chromatine qui s'achève dans l'épididyme. Les deux nucléoles, distincts au début, ne le sont plus après densification du matériel nucléaire. Le noyau migre du centre de la cellule vers la périphérie (figure 7.4, étapes 3 à 4).

Flagelle

L'appareil centriolaire du spermatide se déplace, l'un des centrioles se dispose à l'opposé du pôle nucléaire revêtu par l'acrosome : ce sera le centriole proximal. L'autre centriole se modifie, il est à l'origine de la formation du **flagelle** du spermatozoïde : ce sera le centriole distal.

Les mitochondries se rassemblent contre la partie antérieure du flagelle et se mettent bout à bout, entourant le flagelle en un manchon comportant une quarantaine de tours. L'extrémité de ce manchon est limitée par un anneau dense : l'annulus. Le reste du cytoplasme se dispose en une couche très mince contre le noyau et forme, dans la région du manchon mitochondrial, une gouttelette cytoplasmique contenant le reliquat de l'appareil de Golgi, du réticulum et des tubules, le tout dans une matrice peu dense. Cette gouttelette sera éliminée (figure 7.4, étapes 4 à 5).

c) Anatomie du spermatozoïde

Le spermatozoïde est une cellule motile : le spermatozoïde mesure chez l'humain environ 60 µm. On peut distinguer trois parties : la tête, le col et le flagelle (figure 7.5).

➤ Tête

La tête, allongée et aplatie, mesure 4 à 5 µm sur 2 d'épaisseur. Elle contient le noyau qui est recouvert aux deux tiers par l'acrosome. La chromatine nucléaire est dense aux électrons et homogène. L'acrosome paraît également homogène ; en fait, la partie antérieure est riche en hyaluronidase et la partie postérieure est riche en acrosine. Ces enzymes interviennent lors de la fécondation.

➤ Col

Cette portion de 1 µm correspond à l'espace entre les deux centrioles. Une fossette de l'enveloppe nucléaire abrite un matériel amorphe : la plaque basale, elle-même en relation avec une structure tronc-cônique qui forme les colonnes segmentées. La zone de jonction entre ces deux éléments est le capitellum sous lequel se situe le centriole proximal.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

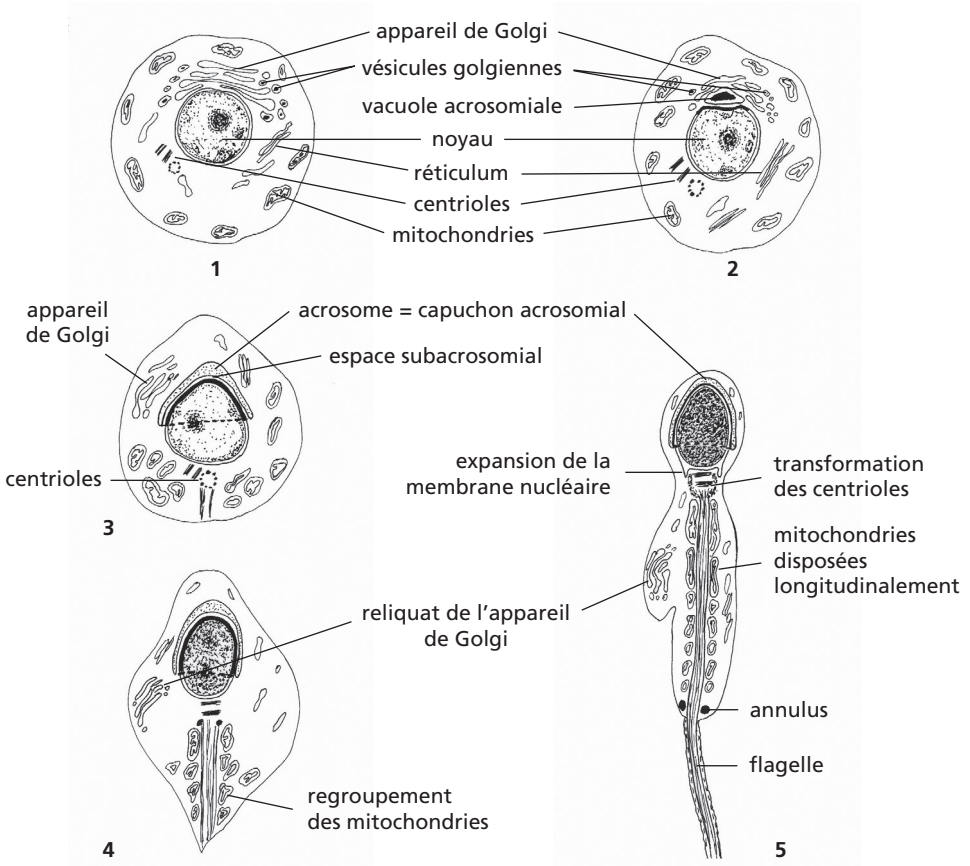


Figure 7.4 Les étapes de la spermiogenèse.

➤ Flagelle

Pièce intermédiaire

Elle mesure 4 à 5 µm elle renferme la spirale mitochondriale. Elle jouxte antérieurement les colonnes segmentées et est limitée postérieurement par l'annulus. L'axe de la pièce intermédiaire est formé par le complexe filamenteux axial qui comprend neuf paires de tubules périphériques et une paire de tubules centraux. Cet axonème est entouré de neuf paires de fibres denses.

Pièce principale

Longue d'environ 45 µm, elle est formée du complexe axial et des neuf fibres denses entourés d'une gaine fibrillaire enroulée en spirale. Cette gaine présente deux épaississements diamétralement opposés : les colonnes longitudinales. Vers l'extrémité de la pièce principale, les colonnes longitudinales s'effacent et l'épaisseur de la gaine fibreuse diminue.

Pièce terminale

Longue de 1 à 5 µm, elle ne contient que le complexe filamenteux axial dont les paires de tubules périphériques sont plus ou moins dissociées en tubules simples.

La mobilité des spermatozoïdes est due à l'hydrolyse de l'ATP au niveau de la dynéine qui s'accroche et se décroche des microtubules. Ces mouvements produisent, par des glissements des microtubules, une courbure du flagelle d'un côté puis de l'autre.

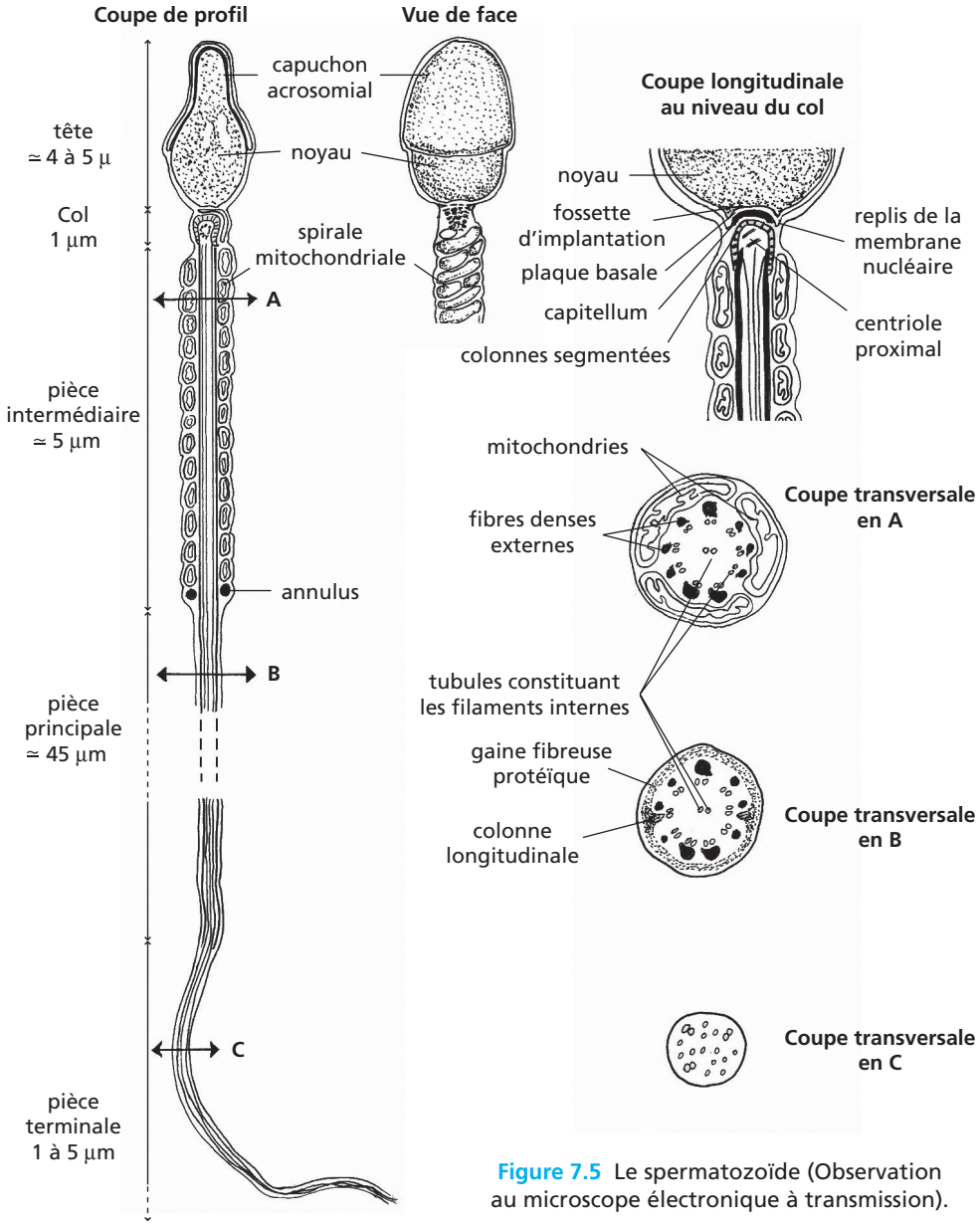


Figure 7.5 Le spermatozoïde (Observation au microscope électronique à transmission).

Environ 20 % des spermatozoïdes sont anormaux : microcéphales ou macrocéphales, à tête sphérique, effilée, déformée ou vacuolisée, à deux flagelles ou à deux têtes.

Chez les animaux en général et les mammifères en particulier, la taille des spermatozoïdes n'a aucun rapport avec celle de l'espèce dont ils sont issus : 40 µm chez la baleine, 250 µm chez le hamster.

Remarque : chez l'Homme, la production de spermatozoïdes varie avec l'âge : de 6.10^6 par jour et par gramme de testicule à 20 ans, elle diminue à $3{,}8.10^6$ de 50 à 90 ans (le poids des deux testicules est de l'ordre de 40 g), ce qui donne en moyenne 200.10^6 spermatozoïdes par éjaculat. Le score reste modeste en comparaison du taureau : 6 000. 10^6, du verrat : 15 000.10^6, ou du lapin : 120.10^6.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

7.1.2 Transformations des spermatozoïdes dans les voies génitales mâles

Après maturation, les spermatozoïdes se séparent des cellules de Sertoli et entrent dans le fluide tubulaire, synthétisé par les cellules de Sertoli. Les contractions du testicule et des fibres myoïdes péritubulaires poussent le fluide tubulaire et les spermatozoïdes vers les canaux efférents et l'épididyme ; l'épithélium cilié de ces voies favorise aussi la progression des spermatozoïdes (figure 7.6). Cette sortie des testicules est la **spermiation**, les spermatozoïdes, à ce niveau, sont immobiles et non fécondants. Ils vont poursuivre leur différenciation dans l'épididyme grâce à des sécrétions qui leur sont extérieures, car la condensation de leur ADN interdit toute transcription, donc la production de substances permettant une autodifférenciation.

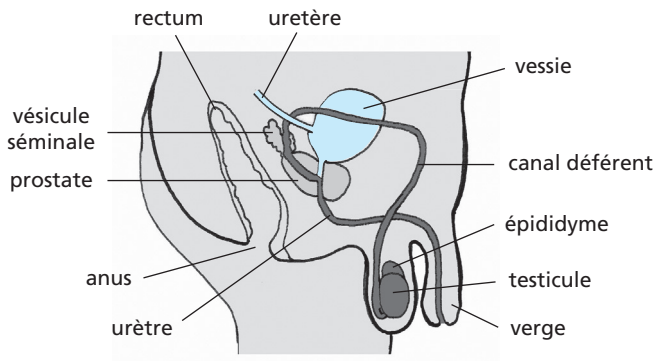


Figure 7.6 Anatomie des voies génitales mâles.

a) Passage de l'épididyme

Chez l'Homme, cette étape dure une dizaine de jours. Les spermatozoïdes cheminent sur 5 mètres environ à travers la tête, le corps et la queue de l'épididyme grâce aux contractions du tube épididymaire. Au cours de ce cheminement, les spermatozoïdes poursuivent leur maturation : condensation nucléaire, spiralisation mitochondriale, remaniements de la membrane plasmique qui s'enrichit en cholestérol. De plus, ils sont soumis aux sécrétions du liquide qui les entoure. Ce liquide correspond au fluide tubulaire modifié par des réabsorptions (eau, ions, certaines protéines) ou des sécrétions protéiques épididymaires qui varient de la tête à la queue. Des substances du fluide tubulaire sont concentrées, comme la carnitine qui servira de substrat énergétique pour les spermatozoïdes. Les spermatozoïdes acquièrent une motilité ; sur leur membrane apparaissent les molécules de reconnaissance et d'adhésion avec la zone pellucide ou la membrane plasmique de l'ovocyte comme la galactosyl-transférase, puis ils sont recouverts de sécrétions qui les protègent au cours de leur transit dans les voies génitales mâles et dans le vagin, masquent les sites de reconnaissance avec les enveloppes du gamète femelle et obturent des canaux calciques. Au cours de ces étapes, les spermatozoïdes sont « **décapacités** ». Nous verrons qu'ils seront capacités dans les voies génitales femelles.

b) Modifications de la sortie de l'épididyme à l'urètre pénien

Voir *Biologie 1re année*, TP8, encart TP8.3

Les spermatozoïdes sont dilués environ 10 fois dans le plasma séminal sécrété par les glandes annexes du tractus génital mâle. L'ensemble : spermatozoïdes et plasma séminal constitue le sperme. Les **vésicules séminales**, qui contrairement à leur nom ne stockent pas le sperme et les **prostates**, débouchent dans le canal déférent, près de l'urètre. Elles produisent des substrats énergétiques (fructose), des stimulants de la mobilité spermatique (prostaglandines), du zinc (bactéricide ?), des enzymes protéolytiques qui liquéfient le sperme après son émission. D'autres glandes annexes favorisent l'accouplement.

Lors de l'accouplement, le pénis rigidifié par l'apport sanguin dans les corps caverneux permet de déverser le sperme dans le vagin.

7.1.3 Folliculogenèse et ovogenèse

a) Contexte structural

Voir *Biologie 1re année*, TP8, § 8.4.2

La gamétogenèse femelle se déroule en partie dans les gonades femelles ou ovaires. Les ovaires ont une origine mésodermique, comme pour le testicule, les cellules qui seront impliquées dans la gamétogenèse ont une origine extra-ovarienne, elles migrent dans les ovaires au cours du développement fœtal (4e à 5e semaines chez l'humain) (encart 7.1). La position anatomique des ovaires et des voies génitales femelles chez les mammifères a été observée lors de la dissection de la souris. Soulignons la discontinuité entre les ovaires et l'oviducte.

b) Grandes étapes de l'ovogenèse

➤ Multiplication

Dans l'ovaire du fœtus, les ovogonies entrent en division : on en dénombre 1 700 en cours de migration, 2.10^5 au 2e mois de gestation, 7.10^6 à mi-gestation, puis le rythme des divisions diminue et s'arrête au cours de la seconde moitié. Beaucoup de ces ovogonies dégénèrent, d'autres engagent leur première division de méiose et dégénèrent également, d'autres restent bloquées au stade ovocyte I. À la naissance dans l'espèce humaine l'ovaire contient 1 à 2.10^6 ovocytes I bloqués en prophase de la première division méiotique (figure 7.7).

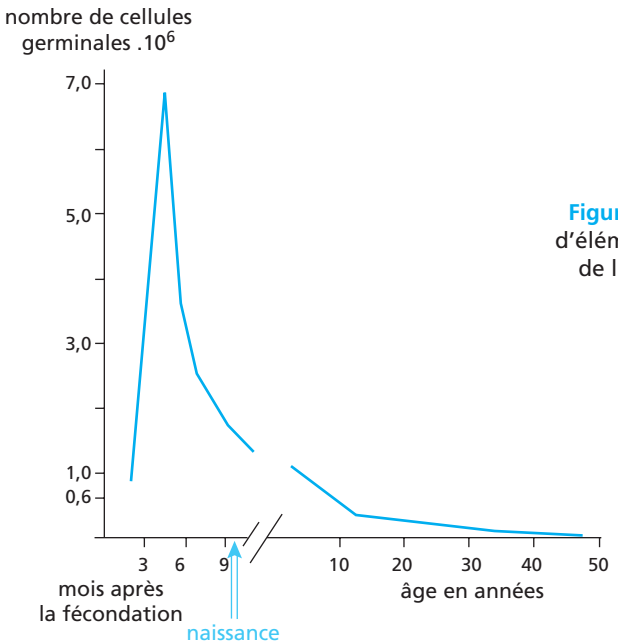


Figure 7.7 Variation du nombre d'éléments germinaux en fonction de l'âge dans l'ovaire humain.

Voir TP5, § 5.3.2

Chaque ovocyte I s'entoure de quelques cellules somatiques et forme un follicule primordial qui ne reprendra son évolution que plusieurs années plus tard, de la puberté à la ménopause chez la femme. Les follicules occupent la périphérie de l'ovaire ou **cortex**, emballés dans une trame conjonctive, la partie centrale ou **médulla** a un aspect lacuneux, y arrivent les vaisseaux sanguins (figure 7.8).

➤ Méiose à achèvement conditionnel

L'ovocyte poursuit son évolution au sein du follicule dont les cellules somatiques se multiplient de façon spectaculaire. Nous développerons ici encore l'exemple de l'espèce humaine (figures TP5.37 et 38, cahier couleur p. 16). Dans un follicule primordial de 30 µm, l'ovocyte I mesure 25 µm. Au cours de la folliculogenèse, le diamètre de l'ovocyte augmente jusqu'à

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

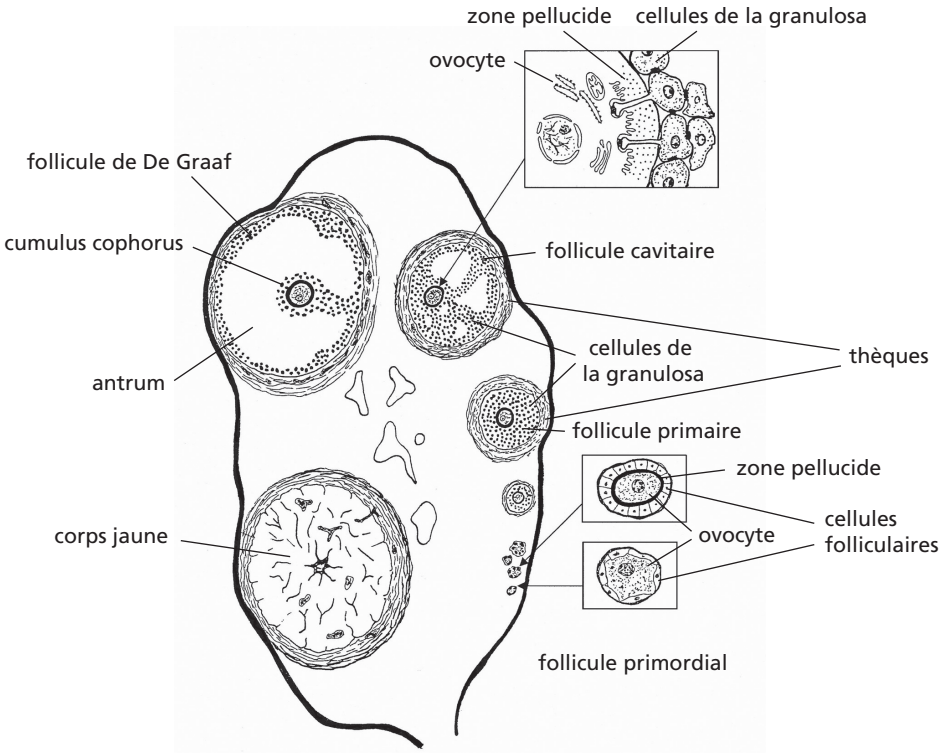


Figure 7.8 Coupe d'ovaire.
Cette représentation est théorique car on ne peut rencontrer en même temps un follicule de De Graaf et un corps jaune.

80 µm tandis que celui du follicule atteint plusieurs mm (figure 7.9). Les follicules primordiaux sont entourés de quelques cellules folliculaires aplaties et extérieurement par une basale : la **membrane de Slavjanski**. Ils sont situés contre l'épithélium ovarien. Au cours de l'enfance, de nombreux follicules dégénèrent : il n'en reste que 300 000 environ à la puberté.

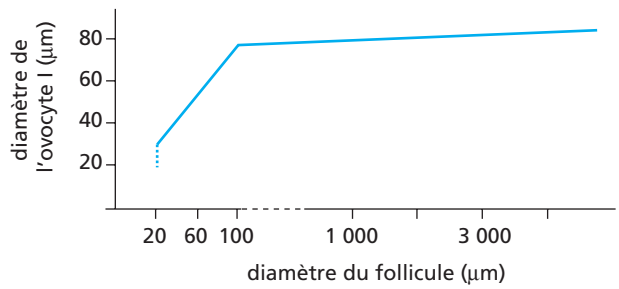


Figure 7.9 Croissance du follicule en fonction de celle de l'ovocyte I.

À partir de la puberté, un follicule par cycle de vingt-huit jours évolue jusqu'à l'ovulation, dans un seul des deux ovaires. En fait, la croissance de ce follicule s'étend sur deux cycles et demi et son recrutement a lieu six mois avant l'ovulation. À chaque cycle, une vingtaine de follicules entrent en croissance. Les cellules folliculaires se multiplient, s'organisent en un épithélium unistratifié. Entre l'ovocyte et les cellules folliculaires est sécrétée une matrice extracellulaire : la **zone pellucide** de nature glycoprotéique ; elle ménage des communications entre l'ovocyte

et les cellules folliculaires. On aboutit ainsi à un **follicule primaire** entouré d'une couche de cellules folliculaires cubiques. Les multiplications des cellules folliculaires se poursuivent, l'épithélium devient pluristratifié : c'est un **follicule secondaire**. À l'extérieur de la membrane de Slavjanski se déposent deux assises qui formeront les thèques : la **thèque interne** cellulaire et la **thèque externe** fibreuse. Les cellules folliculaires croissent et forment la **granulosa**, elles ménagent entre elles et avec l'ovocyte des jonctions membranaires, l'ensemble fonctionne comme un syncytium. En vingt-cinq jours de croissance, le follicule atteint un diamètre de 200 µm et contient 5 000 cellules.

La multiplication des cellules folliculaires se poursuit et s'accompagne de la sécrétion du liquide folliculaire qui s'accumule dans de vastes espaces intercellulaires, le follicule devient **cavitaire** (de 0,3 à 12 mm). La confluence de ces cavités forme une vaste citerne : l'**antrum**. Dans le même temps, les thèques se développent et des vaisseaux sanguins se répandent dans la thèque interne. Le volume de l'antrum augmente, l'ovocyte, entouré de quelques cellules folliculaires y fait saillie et forme le **cumulus oophorus** qui se présente sur une coupe histologique comme une presqu'île dans le liquide folliculaire. Soixante-quinze jours après le début de la croissance, deux à trois follicules ont atteint 3 mm de diamètre ; ils contiennent 2.10^6 cellules, on est au cours de la phase folliculaire qui précède l'ovulation du follicule que nous suivons. Les autres follicules entrés en croissance ont progressivement dégénéré. Un seul de ces follicules de 3 mm évoluera en follicule de **De Graaf** qui mesure 15 à 20 mm et contient 50 à 60.10^6 cellules somatiques. De nombreux mammifères conduisent à maturité plusieurs follicules de De Graaf à chaque cycle (jusqu'à 15 à 20 chez la truie).

Cinq ou six heures avant l'ovulation, l'ovocyte I reprend sa méiose et effectue sa première division. Cette division est inégale, l'une des cellules hérite de l'essentiel du cytoplasme, elle pourra évoluer en gamète femelle et forme l'ovocyte II, l'autre ne reçoit qu'une faible quantité de cytoplasme, elle forme le premier globule polaire. Ces deux cellules contiennent n chromosomes formés chacun de deux chromatides. La seconde division méiotique s'engage puis se bloque en métaphase de 2e division.

Au moment de l'ovulation, l'ovocyte II entouré de la zone pellucide et d'une couronne de cellules de la granulosa, est expulsé par la déchirure du follicule au niveau de la basale et des thèques, et de l'ovaire au niveau de l'albuginée et de l'épithélium. Le reste du follicule demeure dans l'ovaire, les vaisseaux sanguins et des cellules de la thèque interne envahissent l'antrum, le follicule se transforme en corps jaune dont la fonction endocrine est de préparer et d'entretenir la gestation.

> ***Remarque*** : chez quelques mammifères comme la chienne ou la renarde, la première division méiotique a lieu quelques heures après l'ovulation. C'est donc un ovocyte I qui est ovulé.

Au cours de sa vie, une femme ovulera au maximum 450 à 500 fois (selon une évaluation théorique plaçant la 1re ovulation à l'âge de 10 ans et la dernière à 50 ans) ; seulement 10 000 ovocytes I entreront en croissance, il y en avait 300 000 dans les ovaires à la puberté, il n'y en a pratiquement plus à la ménopause, 20 par jour ont dégénéré par atrésie. Cette évaluation théorique devrait être modulée en fonction de l'âge, de variations génétiques individuelles, de l'état nutritionnel, etc. Comme nous le verrons dans les paragraphes suivants, la méiose ne s'achèvera que s'il y a fécondation. Le record de maternité est de l'ordre de vingt-deux, certes, il peut s'y ajouter des fécondations abortives, mais au total le nombre réel de gamètes est très faible par rapport aux 7.10^6 ovocytes I contenus dans l'ovaire du fœtus (figures TP5.37, 5.38 et 5.39, cahier couleur p. 16 et 17).

c) Ovocyte II, produit de l'ovulation

Peu avant l'ovulation, des mécanismes que nous ne détaillerons pas ici provoquent la reprise de la méiose en bloquant son inhibition par les cellules de la granulosa. Le fonctionnement syncytial des cellules de la granulosa et de l'ovocyte cesse par interruption des jonctions communicantes. Juste avant cette interruption, les cellules de la granulosa aident l'ovocyte à produire des granules corticaux et une substance qui sera responsable de la transformation du noyau mâle en pronucléus en cas de fécondation (figure 7.10).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

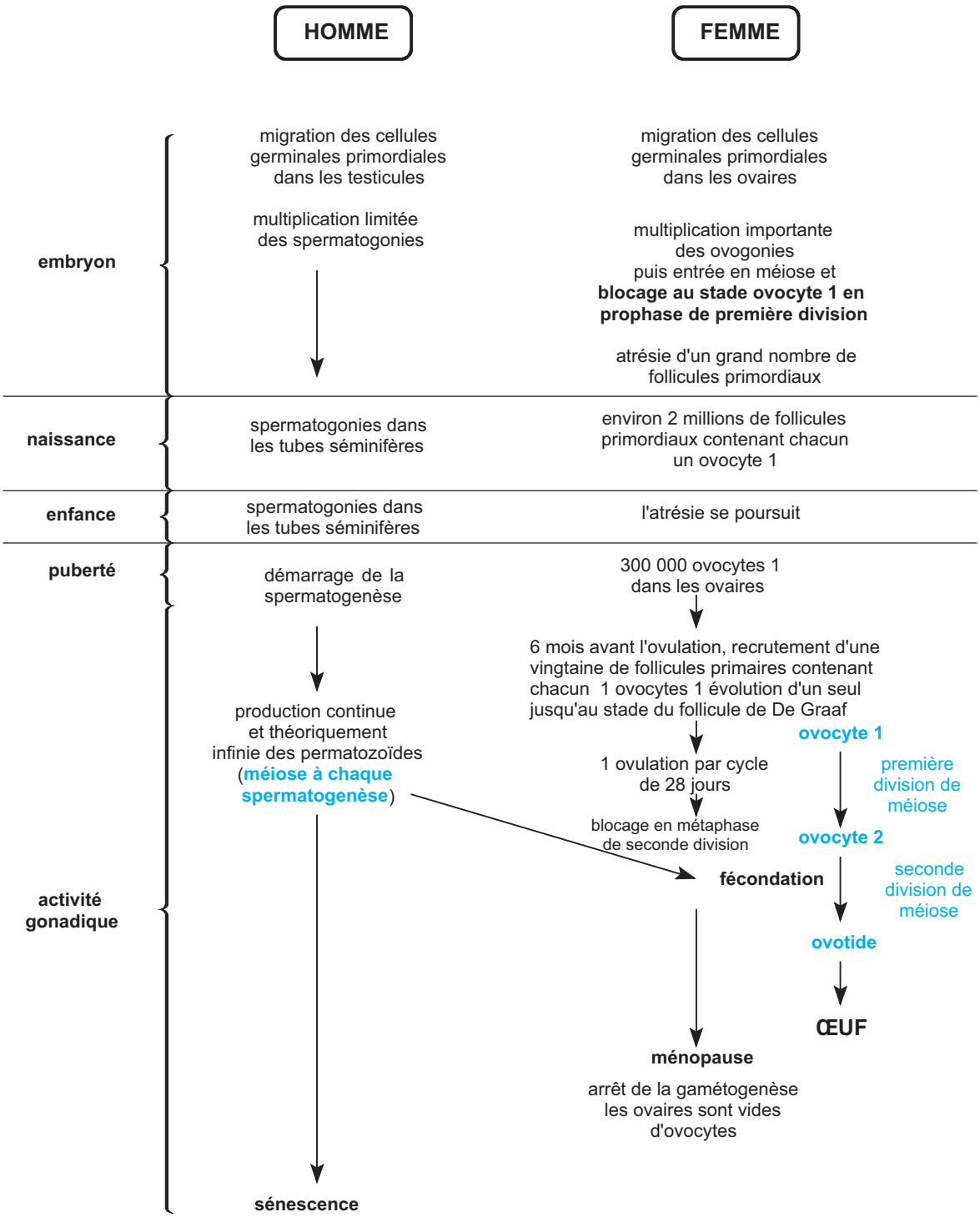


Figure 7.10 Déroulement de la gamétogenèse de la vie fœtale à la sénescence dans l'espèce humaine.

7.1.4 La gamétogenèse met en place des cellules hautement différenciées

Le gamète mâle est une cellule mobile, de petite taille, réduite au strict nécessaire : un génome haploïde fortement condensé dans le noyau, un appareil de déplacement : le flagelle et ses organites pourvoyeurs d'énergie : les mitochondries de la pièce intermédiaire. La membrane plasmique porte des signaux de reconnaissance de l'ovocyte II et l'acrosome une réserve enzymatique destinée à dissoudre les enveloppes ovocytaires. Pendant leur passage dans l'épididyme et les voies génitales mâles, les spermatozoïdes ont été décapacités, c'est-à-dire qu'ils ont été recouverts d'une protection qui préserve leur membrane plasmique et les sites de reconnaissance. Nous verrons dans ce qui suit que cette protection est indispensable au maintien de l'intégrité des spermatozoïdes.

L'ovocyte II est une grosse cellule, haploïde, immobile, non motile, émise dans le tractus femelle entourée d'enveloppes protectrices : la zone pellucide et les cellules de la granulosa. Pendant sa croissance au sein du follicule, l'ovocyte I a constitué des réserves. Chez les mammifères, les réserves métaboliques sont faibles, chez l'Homme, dans la deuxième semaine qui suit la fécondation, l'embryon établira des relations trophiques avec l'organisme maternel et il se formera un placenta. Des réserves d'informations sont constituées sous forme d'ARNm qui seront utilisés pendant les premières étapes du développement embryonnaire et de protéines dont certaines seront utilisées dès la fécondation. Les granules corticaux, dont le contenu a été transféré à l'ovocyte I avant l'ovulation, sont tassés sous la membrane plasmique. La membrane est hérissée de microvillosités. L'ovocyte II est une cellule au repos métabolique. Pour l'instant, à l'étape où nous sommes de cet exposé, les protagonistes sont très différenciés en vue de la fécondation, mais ce n'est qu'après la remontée des voies génitales femelles que le spermatozoïde sera réellement un gamète fonctionnel. L'ovocyte II n'a pas achevé sa méiose et est au repos, il ne sera un gamète (ovotide) qu'après l'impact spermatique (encart 7.2).

ENCART 7.2

Vocabulaire



Les gamètes sont des cellules haploïdes, sexuées, appartenant à la lignée germinale. Chez les animaux *le gamète mâle est le spermatozoïde et le gamète femelle est l'ovotide*.

Le vocabulaire est souvent flou pour ce qui concerne le gamète femelle. Le terme d'œuf doit être réservé au zygote, c'est-à-dire après fusion des pronuclei, par conséquent le terme « d'œuf vierge » ne veut rien dire (sauf en crémerie). Le mot ovule, qui signifie « qui sort de l'ovaire » est trop vague pour un Biologiste puisque ce qui est ovulé diffère selon les groupes zoologiques : c'est un ovocyte I au repos chez l'Ascaris ou la Néréis, c'est un ovocyte I en métaphase I chez les mollusques ou les insectes, c'est un ovocyte II en métaphase II chez presque tous les vertébrés (sauf exceptions, nous avons signalé la chienne et la renarde), c'est un ovotide chez les échinodermes.

7.2 RAPPROCHEMENT DU SPERMATOZOÏDE ET DE L'OVOCYTE II

7.2.1 Migration et transformation des spermatozoïdes dans le tractus femelle

Les spermatozoïdes, dilués dans le plasma séminal, sont éjaculés dans le vagin de la femelle. La rencontre des gamètes se fera dans l'ampoule, située dans le tiers antérieur de l'oviducte (figure 7.11).

Le vagin est un milieu hostile en raison de l'acidité de ses sécrétions (pH 3,5 à 4,5), les spermatozoïdes ne pourront y survivre plus de 1 à 2 heures. En période ovulatoire, le milieu est plus favorable à la motilité des spermatozoïdes car la glaire cervicale du col utérin est légèrement basique, de plus, les mailles de la glaire s'écartent et le canal cervical de dilate.

Les spermatozoïdes qui ont échappé à la brûlure vaginale s'engagent, par les mouvements de leur flagelle, dans le col utérin. Là, ils ont à franchir l'enchevêtrement des mailles de la glaire,

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

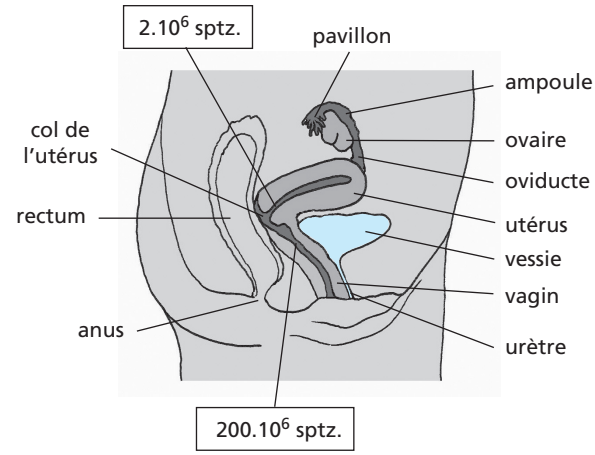


Figure 7.11
Tractus génital femelle.

à échapper à la phagocytose des nombreux leucocytes du mucus cervical et à ne pas s'égarer dans les cryptes des glandes du col. Ils doivent de plus progresser à contre-courant de la glaire cervicale (dont la sécrétion est multipliée par dix en période ovulatoire) et s'opposer aux battements ciliaires des cellules du canal cervical. Un pour cent seulement des spermatozoïdes déposés dans le vagin parviendront dans la cavité utérine. Les conditions seront les mêmes au cours du passage dans l'utérus et lors de la remontée dans l'oviducte. Ils risquent également d'être phagocytés. Sporadiquement, des contractions du tractus femelle en réponse aux prostaglandines contenues dans le sperme, créent des mouvements d'aspiration favorables à la progression des spermatozoïdes.

De l'utérus à l'ampoule, des sécrétions du tractus femelle agissent sur les spermatozoïdes qui subissent la **capacitation**. Cette étape, spécifique aux mammifères, est indispensable à leur fécondance. Il s'agit de l'abandon du revêtement protéique déposé dans l'épididyme et de modifications importantes de la structure membranaire telles que l'enlèvement du cholestérol intercalé entre les phospholipides membranaires. La membrane devient plus fluide et laisse pénétrer le Ca^{2+} qui se lie aux phosphatidylsérines. Ces dernières ne stabilisent plus la phosphatidyléthanolamine qui a tendance à former des micelles, ce qui augmente encore la fluidité membranaire. Au niveau de l'ampoule, la membrane plasmique qui recouvre l'acrosome est déstabilisée et les sites de reconnaissance de l'ovocyte sont démasqués ainsi que des canaux calcium.

Lors du transit tubaire, la motilité des spermatozoïdes est modifiée par l'influx calcique qui provoque une suite de réactions : élévation de l'AMPc, activation d'une protéine kinase A, activation d'une tyrosine kinase qui phosphoryle des protéines de la pièce intermédiaire et du flagelle. Dans l'oviducte, leur flagelle est animé de mouvements en coup de fouet, dans l'isthme qui resserre l'entrée de l'ampoule, ils sont immobiles, dans l'ampoule leurs mouvements sont actifs.

Au niveau de l'ampoule, les spermatozoïdes sont aptes à la fécondation. Au cours de leur périple, ils ont subi une sévère sélection de 200.10^6 éjaculés dans le vagin, seulement 100 à 200 parviennent au niveau de l'ampoule.

7.2.2 Transport de l'ovocyte II

Expulsé de l'ovaire entouré de la zone pellucide et de cellules folliculaires allongées qui forment la *corona radiata*, l'ovocyte est happé par les franges du pavillon de l'oviducte. C'est là que se situe la discontinuité entre la gonade et les voies génitales. Les contractions de l'oviducte et les battements des cellules ciliées qui bordent sa lumière, créent un courant qui transporte passivement l'ovocyte jusqu'à l'ampoule. L'arrivée de l'ovocyte II provoque une constriction des isthmes de l'ampoule. Des contractions violentes de l'ampoule brassent les spermatozoïdes et l'ovocyte II, ce qui favorise la dispersion des cellules folliculaires et le décapage de protéines de la zone pellucides impliquées dans l'agglutination des spermatozoïdes.

7.2.3 Rencontre des spermatozoïdes et de l'ovocyte II au niveau de l'ampoule

Chaque spermatozoïde est fécondant, mais il semble qu'il en faille plusieurs au contact de l'ovocyte pour que la fécondation réussisse. Les spermatozoïdes, sous l'influence de l'environnement chimique qu'ils rencontrent à ce niveau sont animés de mouvements rapides de rotation de la tête, ils sont très actifs, ce qui leur permet de traverser l'amas visqueux des cellules folliculaires qui entourent la zone pellucide. L'ovocyte II est entouré, chez l'homme, d'une couronne de cellules allongées, ancrées sur la zone pellucide, qui ménagent entre elles des espaces permettant le passage des spermatozoïdes. Ces cellules ont une matrice extracellulaire riche en acide hyaluronique. Le reste des cellules folliculaire forme un amas visqueux évoqué plus haut (figure 7.12).

7.3 RECONNAISSANCE INTRASPÉCIFIQUE ET FUSION DU SPERMATOZOÏDE ET DE L'OVOCYTE II

7.3.1 Reconnaissance primaire : fixation du spermatozoïde sur la zone pellucide et déclenchement de la réaction acrosomique

Les spermatozoïdes s'engagent à travers les espaces intercellulaires qu'ils traversent en quelques minutes grâce à la hyaluronidase présente sur leur membrane. Quelques dizaines de spermatozoïdes seulement atteignent la zone pellucide.

a) Reconnaissance et fixation à la zone pellucide

La reconnaissance de sites spécifiques entre le spermatozoïde et la zone pellucide est un barrage à la fécondation entre espèces différentes. La zone pellucide est composée de glycoprotéines fibrillaires les ZP1, ZP2 et ZP3. La fixation du spermatozoïde à la zone pellucide se fait par l'apex de la membrane plasmique péri-acrosomiale. Le détail des mécanismes impliqués est bien connu chez la souris moins bien dans l'espèce humaine. Chez la souris, la ZP3 est riche en chaînes oligosaccharidiques ; l'apex de l'acrosome du spermatozoïde porte du galactose et une enzyme : la galactosyl-transférase, démasquée au cours de la capacitation. L'enzyme permet la liaison des 2 sucres et l'accrochage du spermatozoïde à la zone pellucide. Le mécanisme débute à l'apex puis s'étend et la tête du spermatozoïde se couche sur la zone pellucide. D'autres protéines que la ZP3 semblent également impliquées dans ces mécanismes de fixation (figure 7.13).

b) Réaction acrosomique

La fixation à la zone pellucide provoque l'activation de récepteurs membranaires du spermatozoïde et l'ouverture des canaux Ca^{++}. Un influx calcique se produit et déclenche la fusion de la membrane plasmique et de la membrane externe de l'acrosome. Ces mécanismes, constituent la **réaction acrosomique**. Il en résulte la libération des enzymes contenues dans l'acrosome : de la hyaluronidase, de l'acrosine, de la β-N-acétylglucosaminidase, à l'endroit même où est fixé le spermatozoïde.

Progressivement, les ouvertures de l'acrosome augmentent de diamètre, confluent et l'ensemble formé par la membrane plasmique périacrosomiale et la membrane interne de l'acrosome est résorbé. La membrane interne de l'acrosome et les enzymes lytiques qu'elle porte sont au contact de la zone pellucide. La disparition de la membrane plasmique qui coiffait l'acrosome entraîne la disparition des sites de fixation à la ZP3. De nouveaux sites (protéine PH20 et autres), situés sur la membrane interne de l'acrosome, permettent un ancrage à la ZP2 (figure 7.13b et c).

7.3.2 Franchissement mécanique de la zone pellucide

Le passage de la zone pellucide ne dure que quelques minutes. La pénétration est oblique, elle laisse une trace nette. La poussée du spermatozoïde est le moteur de cette pénétration, aidée par les enzymes de l'acrosome. L'action enzymatique de la hyaluronidase permet la dissolution de

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

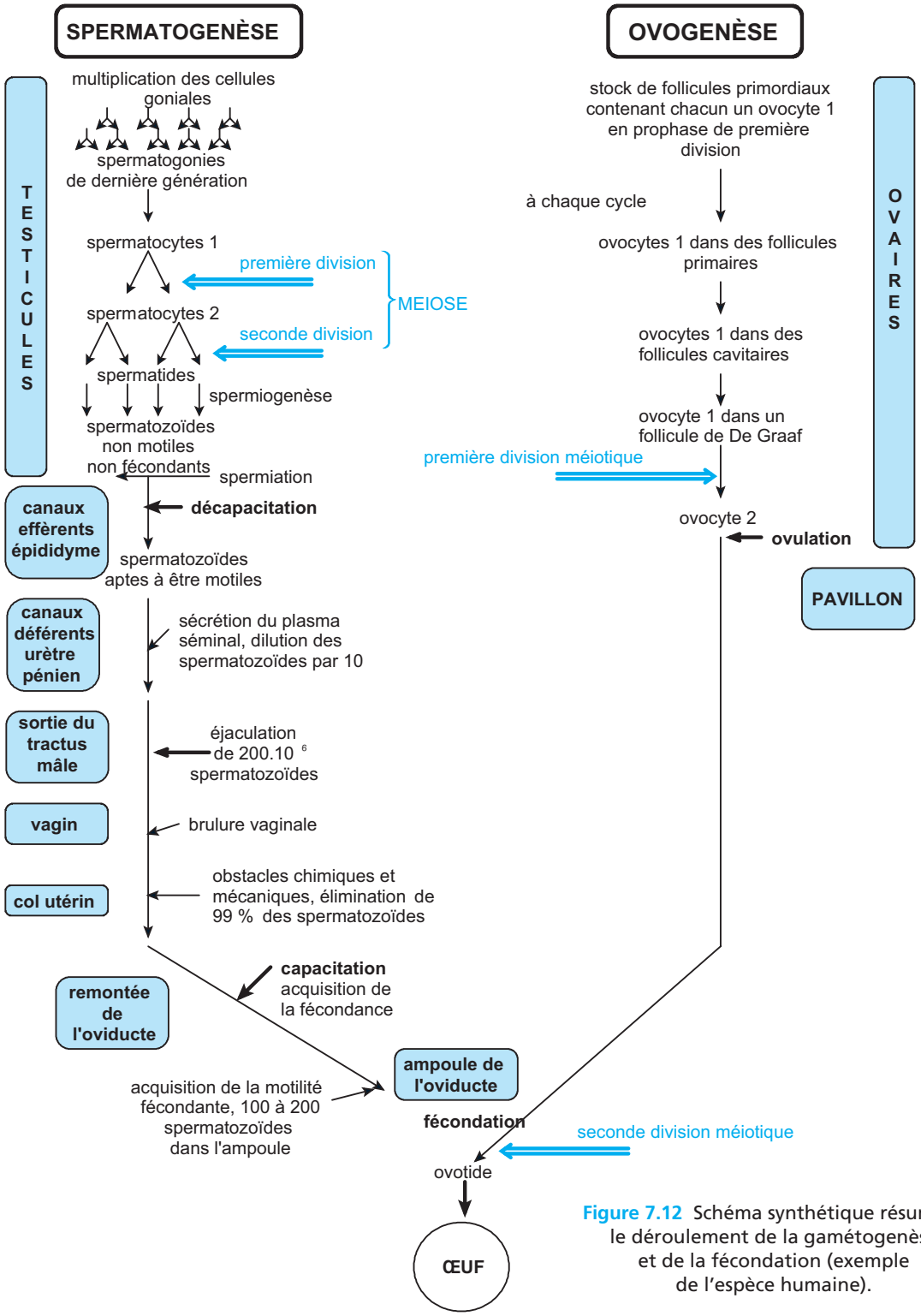


Figure 7.12 Schéma synthétique résumant le déroulement de la gamétogenèse et de la fécondation (exemple de l'espèce humaine).

l'acide hyaluronique qui remplit les mailles de la zone pellucide. L'acrosine ne semble pas indispensable. La β-N-acétylglucosaminidase libérerait la fixation du spermatozoïde avec la ZP3 et la ZP2, lui permettant de progresser dans la zone pellucide. Le spermatozoïde passe la zone pellucide, pénètre dans l'espace périvitellin et se couche contre la membrane plasmique de l'ovocyte II qui est hérissée de microvillosités et s'immobilise (figure 7.13d).

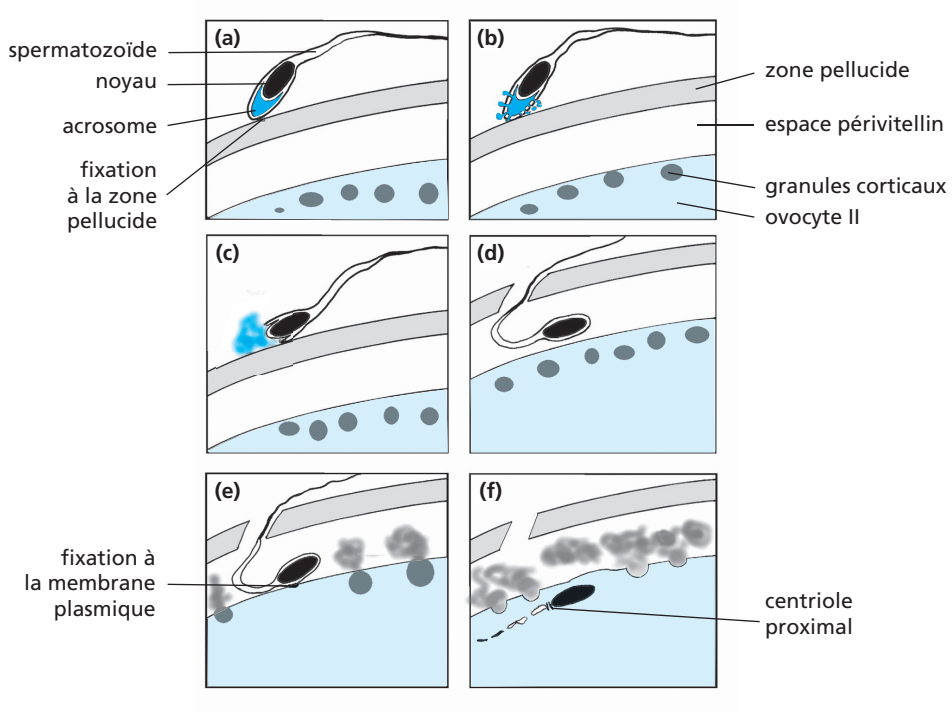


Figure 7.13 Le franchissement de la zone pellucide.
(a) reconnaissance et fixation au niveau de la zone pellucide ; **(b)** la réaction acrosomique ; **(c)** exposition de la membrane interne de l'acrosome ; **(d)** franchissement de la zone pellucide ; **(e)** reconnaissance et fixation au niveau de la membrane plasmique de l'ovocyte I ; **(f)** pénétration dans le cytoplasme femelle.

7.3.3 Seconde reconnaissance au niveau des membranes plasmiques et leur fusion

Quelques spermatozoïdes parviennent à traverser la zone pellucide. L'un d'eux se fixe aux microvillosités et sa membrane plasmique fusionne avec celle de l'ovocyte II (figure 7.13e). La fixation se produit dans la zone équatoriale de la tête du spermatozoïde, au niveau de la membrane interne de l'acrosome. À ce niveau, une protéine de la famille des disintégrines (la PH 30 ou fertilisine) permet en même temps la fixation et la fusion. Ce mécanisme bien connu a été décrit dans de nombreux mécanismes de fusion cellulaire (myoblastes, virus/cellule hôte). Les membranes des deux cellules fusionnent d'abord au niveau du point d'ancrage, puis elle se poursuit et le spermatozoïde pénètre peu à peu dans le cytoplasme de l'ovocyte. Dans tous les cas le noyau et le centriole proximal pénètrent, dans quelques cas, en particulier dans l'espèce humaine, la pièce intermédiaire et le flagelle pénètrent également puis se dissolvent. Le passage de la membrane plasmique est peu spécifique, par exemple, des spermatozoïdes capacités humains pénètrent des ovocytes dépellucidés de hamster : la reconnaissance spécifique est localisée sur la zone pellucide.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

7.4 CONSÉQUENCES DE LA FUSION DU SPERMATOZOÏDE ET DE L'OVOCYTE II

7.4.1 Blocage de la polyspermie

Dès l'impact spermatique, se produit l'exocytose des granules corticaux de l'ovocyte et un rejet d'eau dans l'espace périvitellin. Le contenu des granules corticaux masque les sites de reconnaissance avec les spermatozoïdes au niveau de la zone pellucide et de la membrane plasmique. Ces mécanismes s'opposent à la polyspermie. En réalité, ce mécanisme est trop lent pour rendre compte de la rareté de la polyspermie (0,5 à 2 %). Un autre mécanisme plus rapide mais transitoire précède la réaction corticale : une brusque entrée de Na^+ et une sortie de H^+ modifie le potentiel membranaire qui passe de – 60 mV à + 10 mV, modifie le pH cytoplasmique et provoque la libération de Ca^{2+} séquestré dans le réticulum de la cellule. Ce flux calcique intervient dans l'exocytose des granules corticaux mais il est également le signal du réveil métabolique de l'ovocyte. Des mécanismes semblables sont impliqués lors de la fécondation dans de nombreux groupes animaux.

7.4.2 Activation métabolique de l'ovocyte II

Le signal calcique est déclenché par la fixation-fusion du spermatozoïde qui initie une transduction par la voie des phospho-inositides. Une protéine G associée aux récepteurs ovocytaires du spermatozoïde est activée, par la voie de la phospholipase C et du PIP2, de l'IP3 et du DAG sont produits. L'IP3 provoque l'ouverture de canaux calciques et le DAG stimule la pompe à protons qui fait sortir les ions H^+, ce qui provoque une élévation du pH. Le Ca^{2+} est libéré par une série d'oscillations, ce mécanisme est peut-être contrôlé par une protéine apportée pas le spermatozoïde. Le flux calcique déclenche la reprise de la méiose de l'ovocyte II restée bloquée en métaphase II et la reprise de l'activité métabolique, marquée par l'élévation de la respiration et la reprise de la traduction d'ARNm transcrits et stockés au stade ovocyte I. Ces événements marquent le démarrage du programme de développement embryonnaire (figure 7.15).

7.4.3 Réactions nucléaires et leurs conséquences génétiques

a) Reprise et fin de la méiose de l'ovocyte II

L'élévation du taux de Ca^{2+} active une kinase qui provoque la destruction des substances bloquant la seconde division de méiose. Les n chromosomes sont chacun formés de deux chromatides. Le fuseau, proche de la membrane plasmique lui est parallèle puis il pivote de 90°. À la télophase, les chromatides se séparent et deux lots de chromosomes homologues s'isolent. L'un, entouré d'une faible quantité de cytoplasme se sépare (citodiérèse) ; il est à l'origine du 2e globule polaire coincé entre la grosse cellule d'origine et la zone pellucide (figure 7.14a et figure 7.15). L'autre lot de chromosomes progresse vers le centre, ils se décondensent et il se forme une enveloppe nucléaire. L'ensemble, chromosomes et enveloppe, forme le **pronucléus femelle** (figure 7.14b). L'ovocyte II s'est transformé en **ovotide**, c'est-à-dire en gamète femelle.

b) Évolution et fusion des pronuclei

Les mitochondries et le flagelle du spermatozoïde dégénèrent. Le noyau spermatique progresse vers le centre de l'ovotide, il perd son enveloppe, ses chromosomes se décondensent sous l'influence de substances déversées dans l'ovocyte par les cellules folliculaires juste avant l'ovulation. Une nouvelle enveloppe nucléaire se forme à partir du réticulum femelle. Les protamines fortement condensées du spermatozoïde sont remplacées par des histones d'origine ovocytaire. Il se forme ainsi le **pronucléus mâle** (figure 7.14b). Le centriole proximal reste à son contact, il édifie un fuseau : le **spermaster** qui attire le pronucléus femelle au voisinage du pronucléus mâle. Alors même qu'ils migrent l'un vers l'autre, les deux pronuclei entrent en phase S : ils répliquent leur ADN (figure 7.15).

Le centriole se dédouble et le spermaster disparaît. Les deux pronuclei se rejoignent au centre de l'œuf, cette étape est l'**amphimixie**, les centrioles se mettent en place de part et d'autre (figure 7.14c). **Il n'y a pas de fusion des pronuclei,** les enveloppes nucléaires se fragmentent

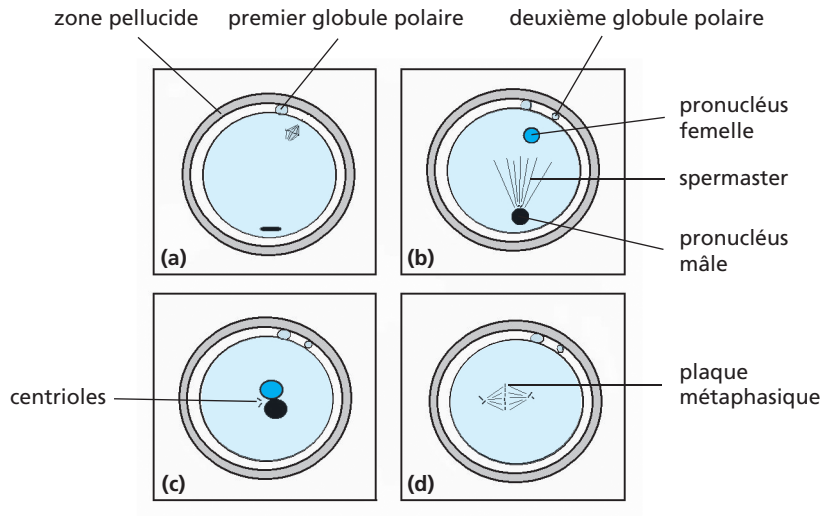


Figure 7.14 Activation de l'ovocyte II.
(a) émission du second globule polaire ; **(b)** formation des pronuclei ; **(c)** amphimixie ; **(d)** première division de segmentation.

et disparaissent. Les centrioles édifient un fuseau mitotique et les chromosomes dupliqués de chaque pronucléus se disposent sur une plaque métaphasique, en 2 lots distincts, sans se mélanger (figure 7.15).

c) Première division de segmentation

Dès lors que la métaphase est engagée, la première division de segmentation se poursuit. La télophase sépare deux lots diploïdes génétiquement semblables (figure 7.14d). Les deux premiers blastomères restent prisonniers de la zone pellucide. Depuis l'accrochage du spermatozoïde à la membrane plasmique de l'ovocyte, il s'est écoulé, chez l'Homme, 24 à 30 heures.

7.4.4 Divers héritages issus de chaque gamète

a) Gamète femelle

En plus du stock haploïde de chromosomes, le gamète femelle apporte :

➤ Des réserves d'informations

Pendant la croissance de l'ovocyte I la quantité d'ARN est multipliée par 300, ce qui, compte tenu de l'augmentation de volume de la cellule, ne constitue pas une concentration considérable. La transcription diminue en fin de croissance et s'arrête à la reprise de la méiose. Ces ARN sont essentiellement ribosomiques, les ARN messagers (10 %) sont stables. Chez les mammifères, les réserves d'informations maternelles ne sont pas très importantes, contrairement à ce qui est observé dans d'autres groupes, les ARNm contenus dans l'œuf n'assument le développement que jusqu'au stade 2, le génome zygotique est exploité dès les premières divisions.

Soulignons la présence de protéines stockées dans l'ovocyte qui seront constitutives (ZP1, ZP2, ZP3) ou fonctionnelles au cours de la fécondation : contenu des granules corticaux, facteur de décondensation du spermatozoïde, histones…

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 12

➤ Des réserves métaboliques

L'œuf des mammifères est alécithe, c'est-à-dire qu'il ne contient pas de vitellus, or le vitellus constitue chez les poissons, les amphibiens, les reptiles, les oiseaux, ou de nombreux invertébrés, la réserve de substances métabolisées par l'embryon, de la fécondation à l'éclosion. Chez

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

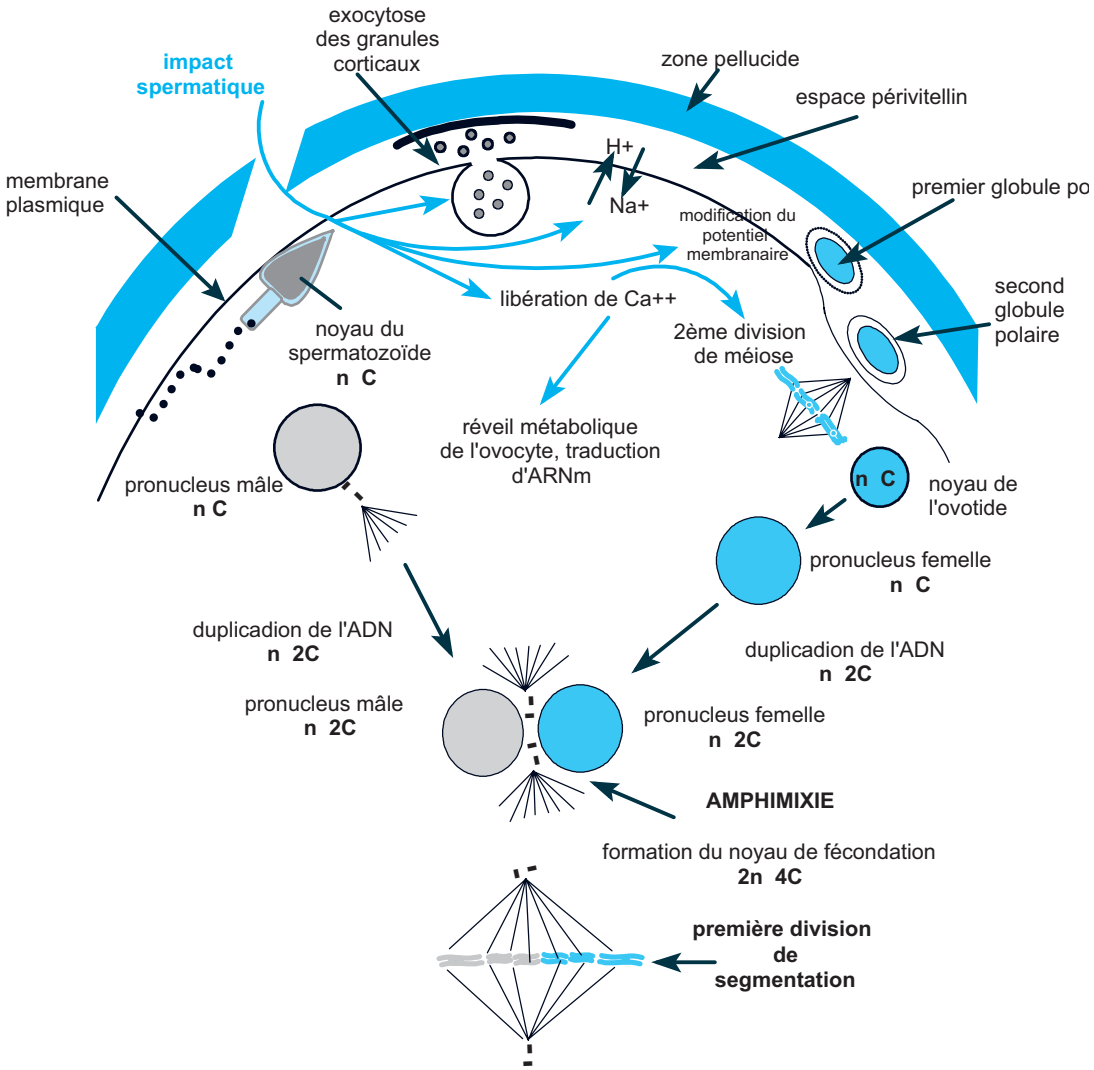


Figure 7.15 Schéma synthétique qui résume les étapes se déroulant de l'impact spermatique à la première division de segmentatation (exemple de l'espèce humaine).

les mammifères placentaires, le développement embryonnaire est long et il serait difficilement envisageable que la femelle ponde des œufs d'une masse suffisante pour assumer tout le développement embryonnaire. Les relations trophiques sont apportées au fur et à mesure des besoins par l'établissement de relations trophiques « in utero » sous forme d'un placenta. Cependant, les faibles réserves trophiques emmagasinées par l'ovocyte I pendant la croissance folliculaire seront réparties dans les blastomères et utilisées jusqu'à l'établissement de relation trophiques avec l'utérus maternel, c'est-à-dire pendant la première semaine du développement embryonnaire.

➤ Le chondriome

Le stock mitochondrial de l'œuf est celui de l'ovocyte, les mitochondries apportées par la pièce intermédiaire du spermatozoïde dégénèrent. L'activité des mitochondries s'abaisse en fin de croissance de l'ovocyte, elle est faible dans l'ovocyte II et reprend s'il y a fécondation sous

l'influence du signal calcique. Les mitochondries de l'œuf se groupent autour du fuseau de segmentation, elles sont réparties dans les cellules filles. Ce lignage matriarcal des mitochondries est utilisé par les Biologistes à de multiples fins, entre autres pour l'étude de l'évolution.

b) Gamète mâle

En dehors du stock haploïde de chromosomes, le gamète mâle n'apporte au zygote que le centriole proximal qui sera utilisé par l'œuf puis les blastomères au cours des divisions successives. L'apport du spermatozoïde est son aptitude au déplacement. Il semble logique, compte tenu du périple à accomplir, que la masse du spermatozoïde soit réduite au strict nécessaire.

CONCLUSION

La reproduction sexuée résulte de la fusion cytoplasme à cytoplasme et noyau à noyau de deux cellules hautement différenciées : les gamètes mâle et femelle. La juxtaposition des génomes, diploïdes à l'origine, n'est possible que grâce aux deux divisions méiotiques au cours desquelles les gamètes deviennent haploïdes. Ces mécanismes sont identiques à ceux vus lors de la reproduction sexuée des végétaux (chapitre 5). Cependant, la place de la méiose n'est pas la même dans les deux cas : elle est associée à la gamétogenèse chez les animaux, alors qu'elle est associée à la sporogenèse chez les végétaux. Comme nous le préciserons dans le chapitre 8, chaque lot haploïde de chromosomes est génétiquement original. Ne peuvent fusionner que des gamètes issus de la même espèce (sauf quelques exceptions entre espèces proches).

Les gamètes mâles, ou spermatozoïdes, sont différenciés en cellules motiles ; ils se déplacent dans les voies génitales mâles, depuis les testicules jusqu'à l'extrémité de l'urètre pénien. Ils subissent au long de ce parcours une maturation et des transformations qui les aident à poursuivre leur chemin dans les voies génitales femelles. Lors de l'accouplement, ils sont déposés au niveau du vagin, ceux qui résistent à l'environnement hostile qu'ils y trouvent devront affronter des barrières physiques et chimiques multiples avant de rencontrer l'ovocyte et le féconder au niveau de l'ampoule. Au long de ce parcours dans les voies génitales femelles, les spermatozoïdes subissent une sévère sélection mais ils sont aussi modifiés (= capacités) sous l'influence de sécrétions femelles ; ce sont des cellules hautement différenciées dans le transport d'un génome haploïde original et dans la fusion avec l'autre gamète.

L'ovocyte est ovulé et recueilli par les franges du pavillon de l'oviducte, son parcours est bref puisqu'il s'arrête dans le tiers antérieur de l'oviducte au niveau de l'ampoule. Cette migration est passive. L'ovocyte II n'achève sa méiose et ne devient un ovotide, ou gamète, que s'il est fécondé. Le gamète femelle est pourvu d'une enveloppe protectrice, de réserves d'informations et métaboliques qui assurent les étapes initiales du développement embryonnaire. Lors de la fécondation, les 2 gamètes sont complémentaires, c'est évident pour la formation du zygote diploïde, mais également le tractus femelle et l'ovocyte sont indispensables pour la fécondance des spermatozoïdes. Réciproquement, le spermatozoïde est indispensable à l'achèvement de la méiose de l'ovocyte. Le zygote qui résulte de leur fusion démarre son développement à partir d'informations contenues dans le cytoplasme de l'ovotide. Les gamètes sont donc des cellules différenciées et complémentaires.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

RÉVISER

L'essentiel

La reproduction sexuée est la fusion cytoplasme à cytoplasme et noyau à noyau de cellules spécialisées et complémentaires : les gamètes. Ces gamètes sont sexués, ils sont issus de parents de sexe différent appartenant à la même espèce.
La complémentarité est structurale : le gamète mâle ou spermatozoïde est une cellule de petite taille, motile par son flagelle, réduite à son noyau et à un appareil de Golgi modifié qui contient les enzymes nécessaires au passage des enveloppes du gamète femelle. Le gamète femelle est une grosse cellule, non motile, contenant des réserves métaboliques et d'informations.
La complémentarité est fonctionnelle : les gamètes mâles sont émis en très grand nombre, ils se déplacent dans le tractus mâle puis dans le tractus femelle et rejoignent le gamète femelle non loin des ovaires. Moins d'un sur 1 million parviendra au terme de ce périple. Des sécrétions du tractus femelle sont indispensables à l'acquisition de la fécondance des spermatozoïdes. Les deux gamètes portent des signaux chimiques spécifiques de reconnaissance. L'impact du spermatozoïde est indispensable à l'achèvement de la méiose et au réveil métabolique de l'ovocyte puis de l'ovotide.
La complémentarité est génétique : les gamètes subissent au cours de la méiose deux divisions particulières sans duplication de leur ADN. Elles contiennent chacune un stock haploïde de chromosomes génétiquement originaux par rapport au génome parental. La juxtaposition de ces n + n chromosomes rétablit la diploïdie du zygote, lui-même génétiquement original.

Attention

- Méiose et gamétogenèse sont 2 événements distincts mais qui se déroulent en même temps chez les animaux. Chez les mammifères, la chronologie en est différente entre les 2 sexes : l'ovogenèse débute pendant la vie fœtale et subit 2 blocages (prophase de 1re division, métaphase de 2e division) alors que la spermatogenèse débute à la puberté et n'a pas de blocage.
- N'employez pas le terme d'ovule, trop vague. Il devrait désigner ce qui sort de l'ovaire, or selon les espèces, ce qui est ovulé est différent : femme = ovocyte II, chienne = ovocyte I, d'autres animaux = ovotide ou ovocyte I.
- Ce chapitre devra être complété par le chapitre 8 et le TP5 de cet ouvrage et par le TP8 de l'ouvrage de 1re année.
- Ne confondez pas **mobilité** : qui peut être déplacé (un *meuble*, comme une chaise, est mobile) avec **motilité** : qui se déplace par lui-même.
- Ne confondez pas spermatogenèse et spermiogenèse.

Mots-clés

- acrosome
- amphimixie
- ampoule
- asexué
- capacitation
- cellule de Sertoli
- corona radiata
- décapacitation
- épididyme
- fécondation
- flagelle
- follicule cavitaire
- follicule de De Graaf
- follicule primaire
- follicule primordial
- folliculogenèse
- gamète • gamétogenèse
- granulosa
- ovaire
- pavillon
- pièce intermédiaire
- pièce principale
- pièce terminale
- pronucléus femelle
- pronucléus mâle
- prostate
- réaction acrosomique
- sexué
- spermaster
- spermatide
- spermatocyte
- spermatocyte II
- spermatogenèse
- spermatozoïde
- spermiation
- testicule
- thèque externe
- thèque interne
- tube séminifère
- utérus
- vagin
- vésicules séminales
- zone pellucide

S'ENTRAÎNER

Vrai/faux

	Vrai	Faux
1. Le stock des spermatogonies s'épuise en vieillissant.	❑	❑
2. Il n'y a ovulation à chaque cycle que dans l'un des deux ovaires mais les spermatozoïdes remontent dans les deux oviductes.	❑	❑
3. Un « homster » est un ovotide dépellucidé de hamster fécondé par un spermatozoïde humain.	❑	❑

4. Pour observer des spermatozoïdes mobiles, on peut les prélever dans la queue de l'épididyme.	❑	❑
5. La galactosyl-transférase est une enzyme portée par le spermatozoïde.	❑	❑
6. L'ovotide est le gamète femelle.	❑	❑
7. Le spermatide est le gamète mâle.	❑	❑
8. Un spermatocyte I est à l'origine de quatre spermatozoïdes.	❑	❑
9. Chez l'homme, la spermatogenèse dure 15 jours.	❑	❑
10. Chez la femme, l'ovogenèse dure de 10 à 50 ans.	❑	❑
11. La femme ne fabrique au maximum qu'une vingtaine de gamètes au cours de sa vie.	❑	❑
12. À partir de la puberté chez la femme, l'ovaire contient à tout moment des follicules cavitaires de moins de 3 mm.	❑	❑
13. La glaire utérine ne laisse passer les spermatozoïdes qu'en période d'ovulation.	❑	❑
14. Les spermatozoïdes peuvent dépasser l'ampoule et se perdre dans la cavité abdominale.	❑	❑
15. Le sperme contient du zinc.	❑	❑
16. La capacitation précède la décapacitation.	❑	❑
17. L'acrosome contient de l'acrosine.	❑	❑
18. Parmi les spermatozoïdes issus d'un même spermatocyte I, une moitié contient un chromosome X et l'autre moitié un chromosome Y.	❑	❑
19. Les spermatozoïdes sont stockés dans les prostates.	❑	❑
20. Le 2e globule polaire peut être fécondé.	❑	❑

Questions de synthèse

Les gamètes : des cellules complémentaires.

Les gamètes : des cellules différenciées.

Voies génitales et fécondation.

Comparez les étapes de la gamétogenèse mâle et femelle chez les mammifères.

Analyse de document

Extrait du sujet du concours d'entrée à l'ENS 1999

Un laboratoire de recherche a produit des anticorps monoclonaux dirigés contre des extraits protéiques de sperme de cobaye. L'un de ces anticorps bloque les interactions entre gamète mâle et femelle in vitro. La séquence de la protéine qui lie cet anticorps est maintenant connue. Cette protéine nommée PH20 est retrouvée chez tous les mammifères analysés à ce jour. Des anticorps polyclonaux ont été produits contre la protéine PH20 de nombreux mammifères.

1. À l'aide de schémas, définissez ce que l'on nomme la capacitation et la réaction acrosomiale des spermatozoïdes.

Des spermatozoïdes de souris sont prélevés et capacités in vitro. Une première expérience consiste à les incuber une heure avec des anticorps polyclonaux produits par un lapin et dirigés contre la protéine PH20 de souris. Les spermatozoïdes sont ensuite lavés et incubés avec des anticorps de lapin et conjugués à un marqueur fluorescent. La figure 7.16a montre un spermatozoïde en microscopie photonique et la figure 7.16b montre la fluorescence associée à ce spermatozoïde.

Une seconde expérience consiste à induire *in vitro* la réaction acrosomiale des spermatozoïdes. On fait ensuite sédimenter les gamètes par centrifugation et on conserve les surnageants. Les

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

protéines des surnageants sont séparées par électrophorèse sur gel de polyacrylamide (en conditions dénaturantes et non réductrices). L'électrophorèse est suivie d'un transfert sur membrane et d'une immunodétection à l'aide des anticorps polyclonaux dirigés contre la protéine PH20. Les résultats sont présentés en figure 7.16c. La piste 1 correspond au surnageant des spermatozoïdes qui n'ont pas effectué leur réaction acrosomiale. La piste 2 correspond au surnageant des spermatozoïdes dont la réaction acrosomiale a été induite.

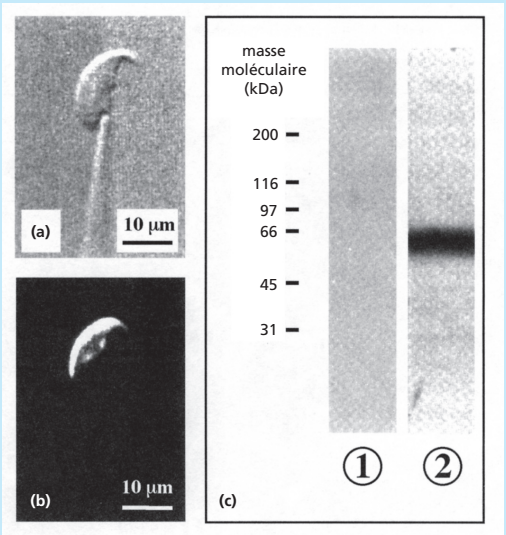


Figure 7.16

2. Analysez les résultats obtenus. Quelles informations sur la localisation de la protéine PH20 ces expériences vous fournissent-elles ?

Il est possible de faire synthétiser de la protéine PH20 de souris par des cellules en culture, puis de la purifier. Des complexes gamétiques similaires à ceux photographiés en figure 7.17a sont prélevés dans les oviductes de souris (figure 7.17b). Après addition de protéine PH20 purifiée, on obtient la structure photographiée en figure 7.17c. L'addition d'un mélange de la protéine PH20 et d'anticorps polyclonaux dirigés contre la protéine PH20 de souris n'a aucun effet sur les structures prélevées.

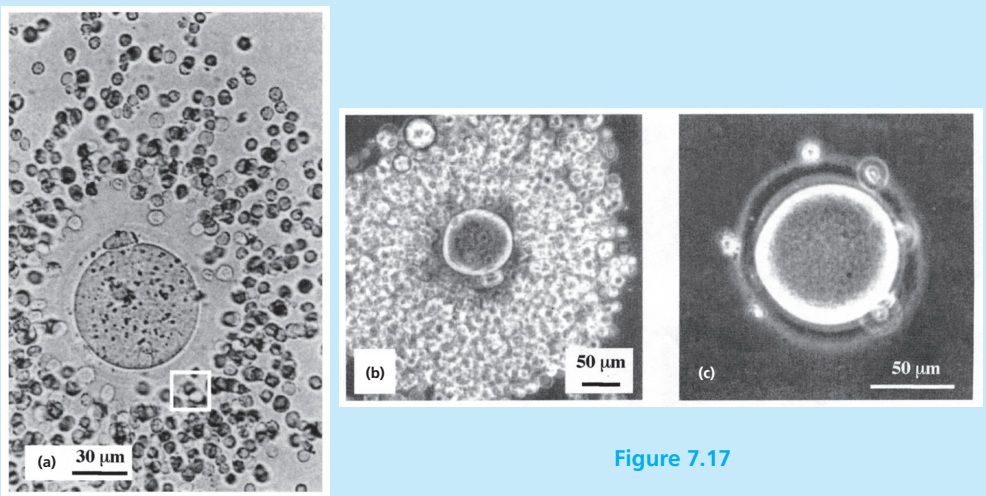
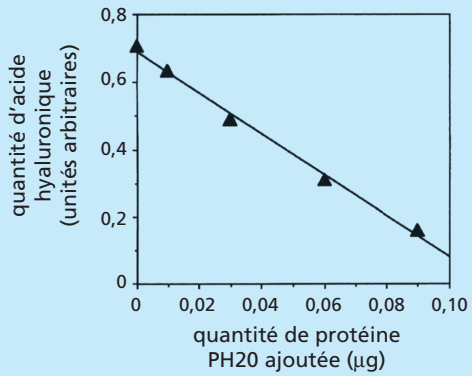


Figure 7.17

3. Interprétez ces résultats.

La protéine PH20 purifiée est ajoutée à 0,5 mg d'acide hyaluronique. Le mélange est incubé 45 minutes à 37 °C. La quantité d'acide hyaluronique est mesurée en fin d'expérience à l'aide d'un test physico-chimique. La figure 7.18 présente les résultats en fonction de la quantité de protéine PH20 initialement ajoutée.

Figure 7.18



4. Analysez la figure 7.18 et proposez un rôle pour la protéine PH20.

Des expériences de fécondation in vitro sont réalisées chez la souris : les complexes gamétiques prélevés dans l'oviducte (figure 7.17b) sont mélangés en présence de divers com-posés (tableau 7.1) à des spermatozoïdes capacités mais n'ayant pas effectué leur réaction acrosomiale. Dix minutes plus tard, on détermine par observation microscopique le nombre de spermatozoïdes qui sont restés en périphérie des complexes gamétiques ainsi que le nombre de spermatozoïdes qui ont pénétré les structures et atteint la zone pellucide.

TABLEAU 7.1

Additif présent dans le milieu	Pourcentage de spermatozoïdes qui atteignent la zone pellucide
Aucun	89 %
Anticorps polyclonaux contre la protéine PH20 de macaque	95 %
Anticorps polyclonaux contre la protéine PH20 de souris	0 %

5. Analysez ces résultats et indiquez précisément l'information nouvelle que ces expériences vous apportent. Formulez des hypothèses sur le mode d'action de la protéine PH20 en tenant compte notamment de votre réponse à la question 2.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Aspects chromosomiques et génétiques de la reproduction : cas de la multiplication végétative ; méiose ; mécanismes favorisant l'hétérozygotie

CHAPITRE 8

Plan

8.1 Origine de la variabilité engendrée par la reproduction sexuée
8.2 Divers mécanismes à l'origine de la variation de l'information génétique et du maintien de sa diversité
8.3 Conséquences génétiques comparées de la reproduction sexuée et de la multiplication végétative

Introduction

Une définition de la reproduction a été formulée en introduction du chapitre 5. Dans les chapitres 5 et 7, les modalités de la reproduction sexuée ont été présentées chez les végétaux (filicophytes et angiospermes) et chez les animaux (mammifères). Les descendants, bien que très ressemblants à leurs parents, en sont différents. Ils résultent du développement d'un œuf formé par la réunion de deux gamètes de sexes différents. Ce simple exemple montre que l'information génétique est à la fois stable et variable.

- Par quels processus la reproduction sexuée entraîne-t-elle de la variabilité ?
- Existe-t-il d'autres processus cellulaires à l'origine de la variabilité ?

Dans le chapitre 6, la multiplication asexuée (= végétative) a été décrite chez les angiospermes : ses modalités, ses caractéristiques au niveau de l'organisme ont été dégagées. Il en résulte une population d'individus génétiquement identiques à leurs parents (clone). Cependant, comme nous le verrons plus loin, dans des conditions particulières, les descendants de cette multiplication sont différents.

- Quelles sont les conséquences génétiques de ces deux grands types de reproduction ?

Dans les lignes qui suivent, les mécanismes chromosomiques expliquant la variation génétique au cours de la reproduction sexuée et de la multiplication végétative seront présentés. Nous ne reviendrons pas sur ce qui a déjà été exposé dans le chapitre 11 et le TP7 de l'ouvrage de 1re année à propos de la transmission de l'information génétique lors de la mitose.

8.1 ORIGINE DE LA VARIABILITÉ ENGENDRÉE PAR LA REPRODUCTION SEXUÉE

Il suffit d'observer une fratrie, dans l'espèce humaine par exemple, pour constater que des frères et sœurs se ressemblent plus ou moins, voire pas du tout (les vrais jumeaux sont un cas particulier). Même constatation pour la ressemblance avec leurs parents. Ces caractères observables constituent le **phénotype**. Le phénotype est l'expression d'un gène ou d'un groupe de gènes que l'on désigne comme le **génotype**. Si les phénotypes diffèrent, il est donc évident que le ou les génotypes qui les gouvernent diffèrent également (sauf quelques cas particuliers dans lesquels le phénotype varie sous la pression du milieu). On appelle **allèle** l'une des différentes formes d'un gène qui peuvent exister au niveau d'un même **locus** (un locus est la position d'un gène sur un chromosome ; les différents allèles d'un même gène occupent le même locus). En raccourci, l'expression de phénotypes différents, comme ceux présents dans la fratrie que nous observions plus haut, démontre que le génome d'un individu est formé par la réunion originale d'allèles parentaux. La ségrégation de ces allèles est effectuée dans les gamètes par la méiose, et la fécondation permet leur réunion au sein d'un zygote, différent de tout autre.

8.1.1 La méiose : un processus cellulaire impliquant 2 divisions et une seule réplication

La méiose est une division particulière qui ne se déroule que dans la lignée des cellules qui formeront des gamètes (cellules-mères des tétraspores chez les végétaux et cellules germinales chez les animaux). Nous appellerons **méiocyte** la cellule à partir de laquelle démarre la méiose.

Le dosage de la quantité d'ADN montre qu'au cours de deux divisions successives, il n'y a qu'une seule phase S (figure 8.1). La quantité d'ADN d'une cellule diploïde sera de 2C et celle d'une cellule haploïde de C. En phase G1 de la première division la quantité est de 2C, au cours de la phase S, elle passe à 4C, puis à 2C dans chaque cellule-fille. Au cours de la deuxième division (sans phase S) chaque cellule fille se divise en 2 cellules contenant chacune C ADN.

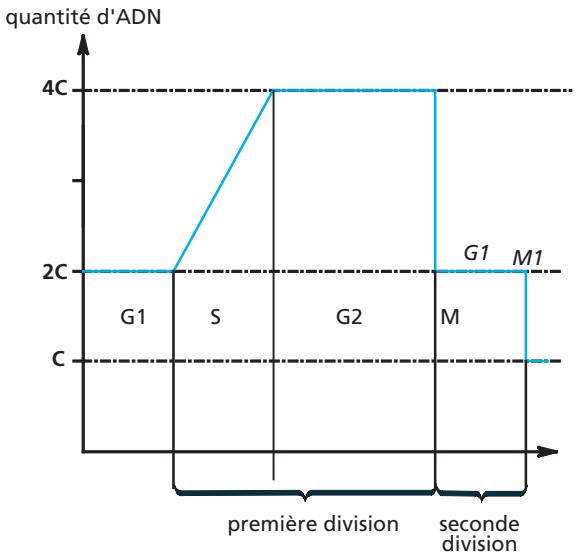


Figure 8.1 Évolution de la quantité d'ADN au cours des deux divisions méiotiques.

Comment cette concentration en ADN se traduit-elle en nombre de chromosomes ? Au cours de la phase S, l'ADN est dupliqué au sein de chaque chromosome mais la réplication est retardée au niveau du centromère. À l'issue de la réplication, chaque chromosome est formé de deux entités semblables : les chromatides. Les deux molécules d'ADN qui forment chacune une chromatide sont reliées au niveau du centromère.

En fin de phase S de la première division, la cellule contient 2n chromosomes, formés chacun de deux chromatides donc 4C ADN, les deux cellules-filles qui résultent de la 1re division contiennent chacune n chromosomes et 2C ADN car les centromères ne se divisent pas lors de l'anaphase, puis à la seconde division, les centromères se divisent et chaque cellule fille contient n chromosomes et C ADN (figure 8.2).

Quels sont les mécanismes de la méiose à l'échelle cellulaire ?

a) Prophase de la 1re division

La prophase de la première division est une phase assez longue, propre à la méiose, que l'on décrit classiquement en la subdivisant en plusieurs étapes (figure 8.3).

➤ Leptotène (*leptos* = grêle)

Les chromosomes formés de 2 chromatides se condensent autour d'un axe protéique. Les chromatides, accolées, sont ancrées à l'enveloppe nucléaire au niveau de plaques d'attachement.

➤ Zygotène (*zygos* = joug qui rassemble par paires)

Cette étape conditionne tout le reste. On y assiste à l'appariement des chromosomes homologues d'origine paternelle et maternelle de telle sorte que les gènes homologues soient juxtaposés. L'accolement est maintenu par un ensemble de protéines et d'enzymes qui forment le **complexe synaptonémal** attaché aux protéines qui emballent l'ADN. Les chromatides paternelles et maternelles sont maintenues écartées les unes des autres de 100 nm. Si une portion de chromatide d'un des parents est inversée par rapport à la position correspondante chez l'autre parent, le complexe synaptonémal se forme grâce à une boucle. L'appariement des 2 chromatides paternelles et maternelles constitue un **bivalent**.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

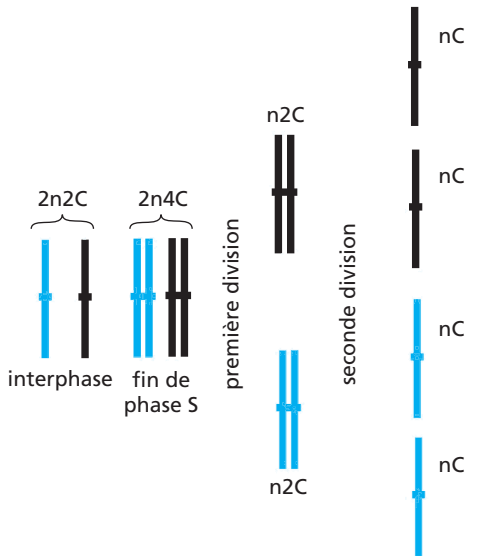


Figure 8.2 Évolution du nombre de chromosomes au cours des deux divisions méiotiques.

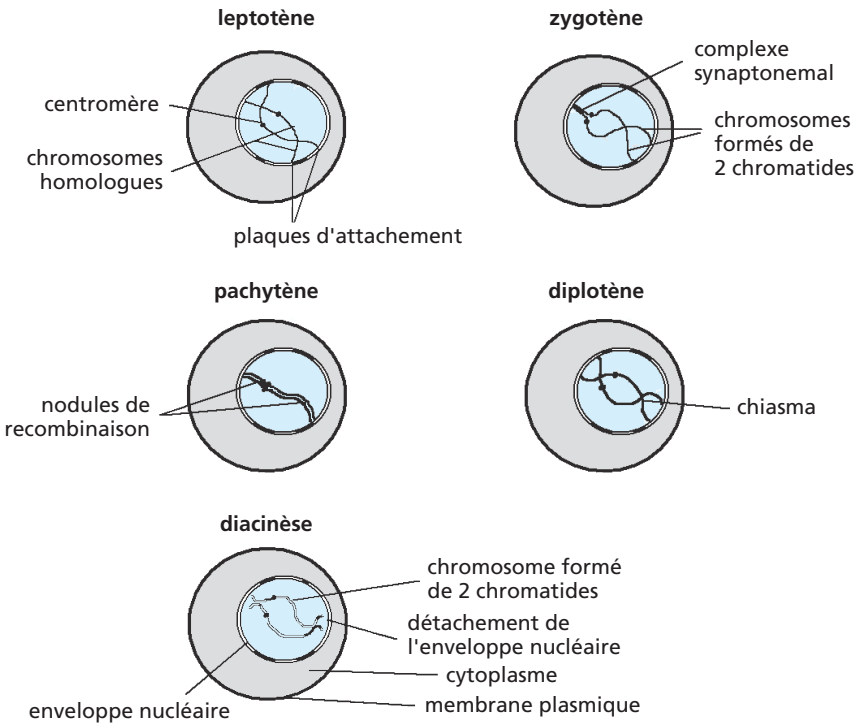


Figure 8.3 Les différentes étapes de la prophase de la première division de méiose.

➤ Pachytène (*pachus* = épais)

Ce stade débute lorsque l'appariement des homologues est terminé. Au niveau des bivalents, les chromatides se raccourcissent et s'épaississent. En certains endroits des complexes synaptonémaux apparaissent des amas denses aux électrons, ce sont les **nodules de recombinaison**. À leur niveau, les chromatides paternelles et maternelles effectuent des enjambements, il en existe de 2 à 3 par paire de chromosomes chez l'Homme, de 4 à 7 en d'autres cas. Comme nous le

décrirons plus bas, au niveau d'un enjambement, 2 doubles hélices d'ADN homologues, l'une d'origine paternelle, l'autre d'origine maternelle, sont rompues, les 2 extrémités coupées sont collées à leur partenaire. Il en résulte, après échange, deux doubles hélices intactes mais différentes de ce qu'elles étaient à l'origine. Cet échange est appelé un **crossing-over**. Le site d'échange peut se placer n'importe où sans pour autant perturber le gène touché car, au niveau du site d'échange, l'appariement crée une jonction décalée qui s'étend sur plusieurs milliers de paires de bases (figure 8.4). Donc, seules les régions possédant une grande homologie de séquences peuvent effectuer des échanges. Les enzymes du nodule de recombinaison assurent coupure et réassociation de l'ADN, de plus des protéines de déstabilisation maintiennent isolés les brins d'ADN au cours de la recombinaison.

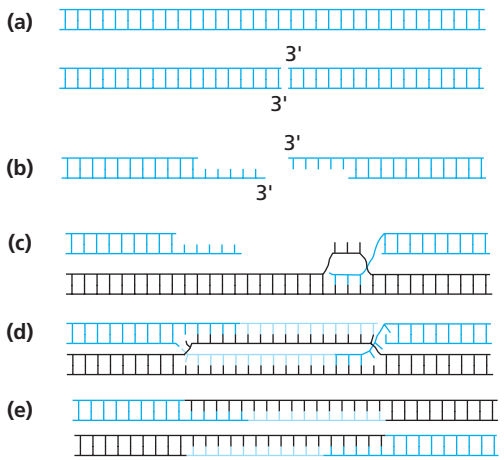


Figure 8.4 La formation de complexes jonctionnels décalés.
(a) coupure par une endonucléase ; **(b)** dégagement d'une extrémité 3′ à un seul brin par une exonucléase ; **(c)** appariement avec une séquence complémentaire de la chromatide homologue (en noir) ; **(d)** synthèse de l'ADN manquant (en bleu clair) ; **(e)** jonction puis coupure et séparation des brins.

➤ Diplotène (*diplos* = double)

Ce stade est marqué par la disparition du complexe synaptonémal, ce qui permet l'éloignement des chromatides. Celles-ci restent cependant accolées aux endroits où les enjambements et échanges ont eu lieu : ces zones sont désignées sous le nom de **chiasma**. C'est pendant cette étape que s'effectue le premier blocage méiotique au cours de la gamétogenèse femelle chez les mammifères. Chez quelques espèces animales comme les amphibiens, dans certaines zones, l'ADN se décondense et forme des boucles au niveau desquelles de l'ARNm est transcrit. Les chromatides prennent de ce fait un aspect hérissé caractéristique désigné sous le nom de **chromosomes en écouvillons**. Ces événements correspondent à l'accumulation de réserves d'informations.

Voir chapitres 7, § 7.1.3

➤ Diacinèse (*dia* = au travers, *cin* = mouvement)

Ce stade est le dernier de la prophase. Les chromatides se détachent de l'enveloppe nucléaire, les chromatides se condensent et deviennent visibles en microscopie photonique. Les chromatides homologues s'éloignent, les chiasmas glissent vers les extrémités mais restent présents.

b) Fin de la 1re division

Les chiasmas restent présents jusqu'à l'anaphase. Ils sont indispensables car ils maintiennent attachées les chromatides paternelles et maternelles et obligent à une répartition égale de ces chromatides homologues dans les cellules-filles. Au cours de la 1re division méiotique, les microtubules kinétochoriens des chromatides sœurs sont dirigés dans la même direction. Les mouvements de l'anaphase sont provoqués par la rupture des forces qui maintiennent associés les bras des chromatides sœurs, d'où dissociation des chiasmas. L'absence de chiasmas peut avoir pour conséquence une répartition anormale des paires de chromatides dans les cellules-filles et être à l'origine de trisomies ou de monosomies.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Remarque : il existe une zone homologue sur les chromosomes sexuels, ce qui permet leur appariement et leur répartition harmonieuse dans les cellules-filles (exemple des mammifères : nX et nY).

c) La 2e division

Après une brève interphase, les enveloppes nucléaires se reforment, les chromosomes se décondensent (pas de phase S). L'enveloppe nucléaire disparaît, le fuseau se met en place, les étapes suivantes de la cytodiérèse sont rapides. À la métaphase, les kinétochores se disposent comme dans une mitose normale mais chaque chromosome (formé de deux chromatides) n'est présent qu'à un seul exemplaire dans les cellules-mères (figure 8.5). Dans certains cas, comme lors de la gamétogenèse femelle chez les mammifères (§ chapitre 7), la méiose peut rester bloquée à ce stade jusqu'à la fécondation.

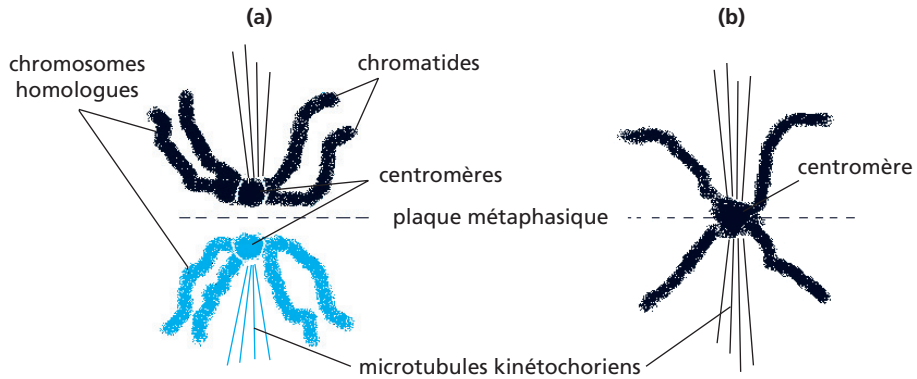


Figure 8.5 La métaphase de la première **(a)** et de la seconde **(b)** division méiotique.

Remarque : les deux divisions de la méiose femelle chez les animaux sont anastrales, c'est-à-dire que, bien que le fuseau se forme normalement, les centrosomes ne sont pas identifiables.

8.1.2 Bilan quantitatif et qualitatif de la méiose

Au cours de la méiose, un **méiocyte** initial diploïde donne 4 cellules haploïdes, le nombre de chromosomes a été réduit de moitié : il y a eu **réduction chromatique**. Cette considération numérique des événements doit être complétée par une analyse du brassage génétique qui accompagne les deux divisions méiotiques afin de comprendre comment les gènes parentaux sont répartis dans les gamètes puis dans le futur zygote. Il s'agit simplement de ce que l'on désigne comme l'**hérédité**. Pour montrer ce brassage, on utilise souvent un champignon *Neurospora* ou *Sordaria.* Le cycle haplobiontique résulte de la germination d'une ascospore, il se forme un organisme haploïde qui a une prolifération végétative. La reproduction sexuée correspond au rapprochement puis à la fusion de noyaux haploïdes issus de filaments différents. Le zygote entre en méiose, le méiocyte est enfermé dans un sac étroit, l'**asque**, dans lequel les cellules qui se divisent restent ordonnées : la 1re division donne deux cellules superposées, la seconde division quatre cellules, puis chacune se divise par mitose. Chaque asque contient donc huit spores au niveau desquelles s'expriment les caractères parentaux même lorsqu'ils sont récessifs puisque chaque spore est **haploïde**. Le type sauvage est pigmenté en noir, les mutants sont marron. Imaginons le croisement entre deux souches, l'une sauvage, l'autre mutante (figure 8.6a). On obtient dans l'asque un lot de quatre spores noires et un lot de quatre spores claires. L'interprétation au niveau chromosomique est donnée dans la figure 8.6b. La répartition des spores n'a rien de surprenant.

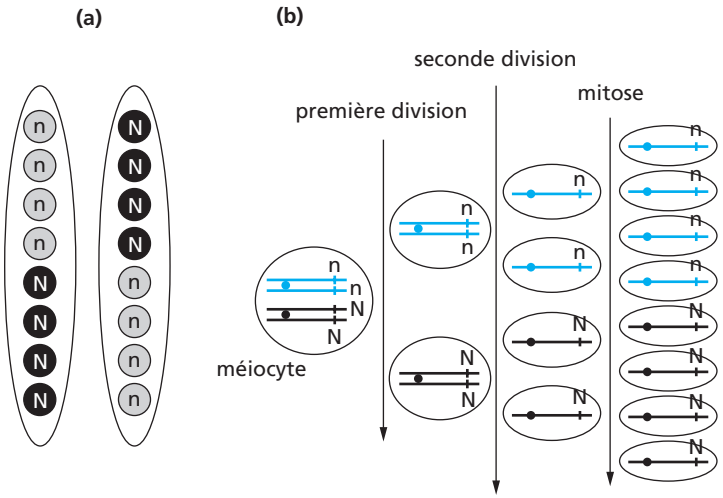
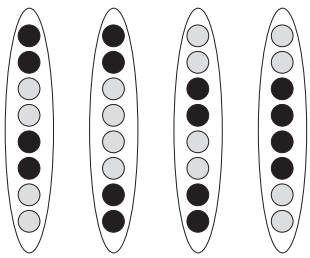


Figure 8.6 L'asque chez *Neurospora.*
(a) Disposition des ascospores au sein de l'asque ; **(b)** interprétation chromosomique de cette disposition.

Dans d'autres cas, la répartition des ascospores dans l'asque est différente : 2 noires/2 claires/2 noires/2 claires ou bien 2 claires/4 noires/2 claires ou bien 2 noires/4 claires/2 noires ou encore 2 claires/2 noires/2 claires/2 noires. Comment interpréter ces dispositions ? (figure 8.7).

Figure 8.7 Diverses dispositions possibles des ascospores au sein de l'asque chez *Neurospora* après un crossing-over.



a) Brassage intrachromosomique

Comme cela a été expliqué plus haut, après duplication des chromosomes en deux chromatides, puis appariement des homologues, des chiasmas se forment et à leur niveau s'effectuent des crossing-over. Des morceaux de chromatides homologues sont échangés et évidemment les allèles qu'ils portent. On peut, en tenant compte de ces crossing-over, donner une solution au problème évoqué plus haut et illustré par la figure 8.7. Les différentes figures s'expliquent en fonction des chromatides qui sont touchées par les crossing-over (figure 8.8).
Dans l'exemple simple rapporté ci-dessus, il n'y a qu'un seul crossing-over sur seulement une paire de chromatides. En réalité, il y en a de quatre à sept car les chromatides peuvent échanger plusieurs fragments homologues. Le nombre de brassages possibles des différents allèles est infini puisque la position des nodules de recombinaison, donc des crossing-over, est aléatoire.
Statistiquement, plus un locus est éloigné du centromère, plus il a de chances d'être affecté par des échanges et plus deux loci sont proches, moins ils ont de chance d'être séparés.

b) Brassage interchromosomique

Au début de la métaphase de première division méiotique, les bivalents parentaux modifiés par les crossing-over se placent de part et d'autre de la plaque métaphasique. Le brassage interchromosomique est la conséquence de la répartition aléatoire des couples de bivalents correspondant

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

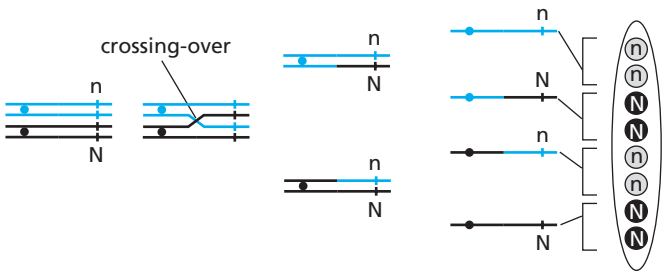


Figure 8.8 Répartitions possibles des allèles après 1 seul crossing-over lors de la méiose.

aux différents chromosomes. Prenons l'exemple le plus simple dans lequel 2n = 4 soit n = 2 (figure 8.9) et pour simplifier l'exposé, nous supposerons qu'il n'y a pas de brassage intrachromosomique. Les combinaisons possibles sont au nombre de quatre et à la fin de la seconde division, il y aura quatre produits de la méiose différents (8 semblables 2 à 2), soit 2^2. Si l'on prend un autre exemple dans lequel 2n = 6 (n = 3), il y a 8 combinaisons différentes soit 2^3, etc. D'une façon générale, le nombre de combinaisons possible est 2^n. Dans l'espèce humaine 2n = 46, n = 23, par conséquent le nombre de combinaisons possible est 2^{23} soit $8{,}4 \cdot 10^6$.

Souvenons-nous que dans cette évaluation, nous avons écarté les crossing-over, dans les faits, ils existent et toutes les chromatides sont génétiquement différentes. Le brassage interchromosomique accentue encore l'originalité des produits de la méiose ; chacun est un **mélange** des gènes venants de ses parents qui ont eux-mêmes hérité d'un mélange des gènes de leurs parents.

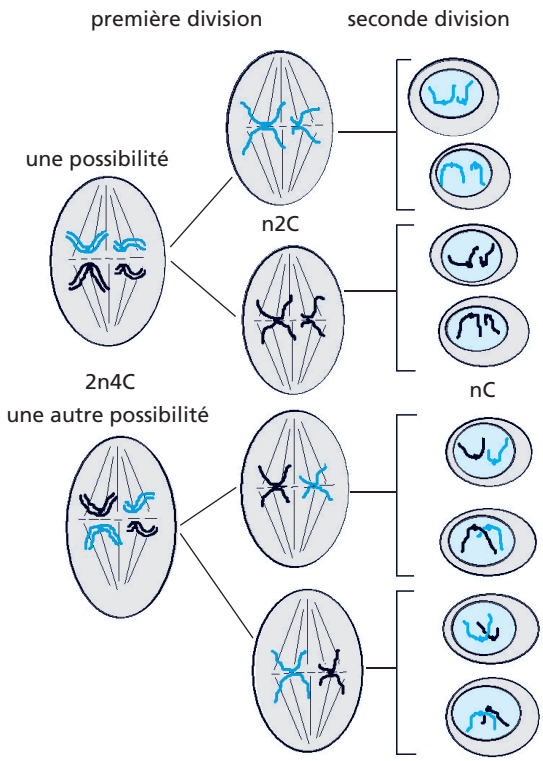


Figure 8.9 Le brassage interchromosomique.

8.1.3 Fécondation : la loterie mendélienne

Chez les animaux, la méiose est liée à la gamétogenèse, il en va différemment chez les végétaux, mais dans les deux cas, le zygote hérite d'un lot haploïde de chromosomes de chacun de ses parents. Nous avons expliqué au paragraphe précédent comment les brassages intra- et inter-chromosomiques au cours de la méiose aboutissent à des produits qui sont tous génétiquement originaux. Le zygote formé par la réunion de deux gamètes est, a fortiori, génétiquement encore plus original ; son génome est la somme des gènes parentaux qui appartiennent à l'ensemble de l'espèce. C'est cet ensemble qui est original, comme si chaque gène avait été tiré au sort parmi les allèles présents au cours des méioses parentales. En revanche, les allèles ne sont pas originaux, ils préexistent chez les parents, grands-parents et aïeux, plus on remonte dans les générations, plus le nombre d'allèles possibles d'un même gène est élevé.

Dans le cas de fécondations consanguines entre parents et descendants, frère et sœur ou cousin et cousine, les allèles sont proches et le nombre de chances pour que des allèles récessifs défavorables soient réunis à l'état homozygote est élevé. La consanguinité est poussée au maximum chez certaines plantes où l'autofécondation répétée est possible. Il existe cependant des moyens qui limitent l'homozygotie chez les végétaux. Un exemple sera exposé à propos des angiospermes dans le paragraphe 8.2.2.

Lorsqu'au sein d'une population les accouplements ont lieu sans que le génotype de chaque partenaire ne gouverne leur choix, les croisements se réalisent au hasard. À l'inverse, lorsqu'il y a autofécondation, ou fécondation entre individus apparentés, les croisements sont consanguins. Examinons succinctement les conséquences génétiques de ces possibilités.

a) Croisements au hasard

Considérons le croisement entre deux gamètes contenant l'un ou l'autre des deux allèles **A** et **a** du même gène ; dans la population, ils ont respectivement la fréquence p et q avec $p + q = 1$. Les fréquences génotypiques possibles et la distribution des allèles dans les zygotes sont données dans le tableau 8.1.

TABLEAU 8.1 FRÉQUENCE GÉNOTYPIQUE ET DISTRIBUTION DES ALLÈLES DANS LE CAS D'UN CROISEMENT AU HASARD.

		Gamètes femelles	
		***p* A**	**q a**
Gamètes mâles	***p* A**	p^2 **AA**	pq **Aa**
	q a	pq **Aa**	q^2 **aa**

Les fréquences p^2, $2pq$, q^2 constituent le modèle, ou équilibre, de **Hardy-Weinberg**. Considérons la répartition de ces allèles **A** et **a** au sein des gamètes qui vont être formés par les zygotes que nous venons d'obtenir. Effectuons les calculs pour la fréquence p' de **A** à la génération suivante : p' est la somme des allèles présents au sein des individus **AA**, soit p^2, de la moitié des allèles des individus **Aa**, soit 1/2 de $2pq$:

$$p' = p^2 + 1/2\ 2pq = p\ (p + q) \text{ or } p + q = 1 \text{ donc } p' = p$$

Cela démontre que la fréquence d'un allèle reste constante d'une génération à l'autre.

Remarque : cette conclusion n'est valable que si :

- les croisements se font au hasard ;
- les fréquences alléliques sont les mêmes chez les mâles et les femelles et restent constantes ;
- il n'y a pas de sélection portant sur un génome ou un autre (même fertilité, même viabilité) ;
- la population est assez grande pour qu'il n'y ait pas de dérive génétique ;
- la population ne comprend pas de sous-populations aux fréquences allèliques différentes.

Les croisements au hasard conservent la diversité allélique d'une population, ce qui favorise l'hétérozygotie.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

b) Croisements consanguins

Quelles sont les conséquences de la consanguinité sur le taux d'homozygotie ? Prenons un exemple théorique dans lequel on part d'une population fondatrice entièrement hétérozygote pour un caractère **B**. Le génotype de la génération initiale est 100 % **B/b**. Le produit de chaque génération est croisé avec des hétérozygotes **B/b**. Les résultats des croisements successifs consanguins sont présentés dans le tableau 8.2.

Tableau 8.2 Résultats de croisements consanguins.

Génotypes	B/B	B/b	b/b
Fréquence dans la génération initiale	0	32/32	0
Après une génération d'autofécondation	8/32	16/32	8/32
Après 2 générations d'autofécondation	12/32	8/32	12/32
Après 3 générations d'autofécondation	14/32	4/32	14/32
Après 4 générations d'autofécondation	15/32	2/32	15/32

Nous constatons que la fréquence des hétérozygotes diminue de moitié à chaque génération, alors que celle des homozygotes augmente. On obtiendra ainsi des **races pures** au sein desquelles tous les individus ont les mêmes potentialités génétiques. Des allèles récessifs rares, voire létaux, peuvent ainsi se trouver réunis à l'état homozygote. La disparition de certains allèles est également préoccupante car elle affaiblit la diversité génétique ce qui diminue les chances de survie face à de nouvelles conditions contraignantes. À l'inverse, un éleveur ou un agriculteur auront intérêt à pratiquer ces croisements pour sélectionner un caractère favorable, tout en veillant par ailleurs à ce que des caractères défavorables n'apparaissent pas conjointement : par exemple, l'augmentation de la productivité mais aussi de la vulnérabilité aux basses températures.

La reproduction sexuée est caractérisée par deux processus cellulaires complémentaires, méiose et fécondation. La méiose qui regroupe deux divisions n'affecte que certains types cellulaires précis (cellules-mères des tétraspores des végétaux et des mycètes et gamètes des animaux). Elle aboutit à la variation quantitative (division par deux) et qualitative (brassages inter- et intrachromosomique) de l'information génétique. La fécondation réunit au hasard les gamètes. Ce type de reproduction est à l'origine d'une variation de l'information génétique.

Nous analysons dans ce qui suit les divers processus générateurs de diversité génétique.

8.2 DIVERS MÉCANISMES À L'ORIGINE DE LA VARIATION DE L'INFORMATION GÉNÉTIQUE ET DU MAINTIEN DE SA DIVERSITÉ

Nous avons conclu le chapitre précédent en montrant que l'uniformisation des caractères génétique d'une espèce donnée risquait de la mettre en danger. À l'inverse, quels sont les moyens qui donnent l'opportunité de diversifier le génome par de nouveaux apports ? La marge est étroite car si l'innovation est trop brutale et trop profonde, l'individu qui en bénéficie risque d'être génétiquement isolé et de ne donner qu'une descendance stérile. D'autres considérations pourraient être prises en compte, mais dans ce qui suit nous limiterons l'exposé aux mécanismes des variations sans raisonner sur leurs conséquences en termes de génétique évolutive ou de spéciation.

8.2.1 Mutations, processus à l'origine de matériel génétique nouveau

Une mutation peut être définie comme une modification héréditaire du matériel génétique. Les causes des mutations peuvent être accidentelles, leur fréquence est aléatoire et très faible : 1 pour 10^6 générations bactériennes ou, pour un gène individuel, une chance sur 10^4 par génération humaine. Des agents mutagènes augmentent leur fréquence.

Si des mutations affectent les cellules somatiques, les conséquences sont limitées aux clones des cellules touchées, en revanche, elles s'étendent à la descendance si elles portent sur les cellules germinales. Si les lignées somatiques et germinales ne sont pas distinctes ou si le mutant se multiplie sur le mode végétatif, les mutations deviennent héréditaires.
Certaines mutations sont étendues à une grande partie d'un chromosome ou à un chromosome complet : ce sont des **mutations chromosomiques** ; d'autres se produisent dans un gène donné : ce sont des **mutations géniques**. Quelles peuvent être les conséquences des unes et des autres en termes d'innovation génétique ?

a) Mutations géniques (figure 8.10)

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 9, § 9.2 et 9.3

Ces mutations ne touchent que ponctuellement une ou quelques paires de bases au niveau de l'ADN. Le plus souvent, la machinerie cellulaire répare l'erreur. Lorsqu'elle n'est pas réparée, cela réduit ou élimine la fonction du gène touché. Les conséquences peuvent passer inaperçues chez les organismes diploïdes car l'allèle non muté compense la fonction manquante chez son homologue. L'allèle muté ne s'exprimera dans la descendance que s'il se trouve réuni avec un autre allèle muté sur le même gène, ce qui laisse une probabilité infime. Toutefois, chez des organismes qui ont une multiplication végétative, le nombre d'individus susceptibles de propager cette mutation se trouve fortement augmenté.
Lorsqu'une mutation est portée par un chromosome présent en un seul exemplaire, elle s'exprime pleinement. Cette situation se rencontre chez les organismes qui ont une partie de leur cycle à l'état haploïde mais également chez les diploïdes dans le cas des chromosomes sexuels. Par exemple, dans l'espèce humaine le sexe mâle porte un double lot d'autosomes et deux chromosomes sexuels X et Y. Il y a peu de gènes somatiques sur le chromosome Y mais le chromosome X en porte un millier. Toute mutation sur l'un de ces gènes n'est pas compensée par l'expression de l'allèle normal sur l'autre chromosome. On cite classiquement l'exemple des mutations entraînant l'hémophilie A ou le daltonisme : la mutation est apportée par le chromosome X d'origine maternelle ayant un allèle récessif déficient. Chez la mère, le gonosome X est en double exemplaire et la déficience est compensée.

> ***Remarque :*** la compensation mérite quelques précisions. En effet, chez les femelles de mammifères, sur les deux chromosomes X, dans la lignée somatique, un seul s'exprime, l'autre est muet, sa chromatine est condensée, il forme le corpuscule de Barr. Le choix du chromosome inactivé est aléatoire, il se fait très tôt au cours du développement (16e jour chez l'homme), mais ce n'est pas le même dans les différents lignages cellulaires. Les femelles de mammifères sont une mosaïque : certaines parties de leur organisme expriment le chromosome X hérité de leur père, d'autres celui hérité de leur mère. Si une mutation survient sur un chromosome X, certaines cellules l'exprimeront, les autres pas.

En quoi consistent les mutations géniques ?
La substitution de bases sur un des brins de l'ADN entraîne le changement complémentaire sur l'autre brin. Une base peut être remplacée par une autre de la même catégorie (une purine pour une autre ou une pyrimidine pour une autre) ou par une base de l'autre catégorie. L'addition ou la perte (délétion) d'une ou plusieurs paires de nucléotides peuvent également se produire.
Quelles sont les conséquences de ces modifications portant sur la séquence des nucléotides ? Si elles touchent des zones muettes ou non transcrites, les conséquences sont nulles. Pour les parties qui codent des protéines, si une mutation porte sur une seule paire de bases, les conséquences sont variables selon la position de la base dans le triplet. Celles qui touchent la 3e base du triplet ont souvent peu d'importance (mutation silencieuse) mais dans les autres configurations, un autre acide aminé est codé (mutation faux-sens). Lorsqu'un multiple de 3 bases est ajouté ou retiré, il y a ajout ou perte d'un ou plusieurs acide(s) aminé(s), dans les autres cas, le cadre de lecture est décalé et la séquence qui code les acides aminés situés en aval de la mutation est complètement modifiée. La structure de la protéine produite en est affectée ; sa fonction peut être fortement modifiée voire annulée. La mutation peut également toucher des séquences régulatrices ou des signaux importants lors de la transcription (apparition ou disparition de codons initiateurs ou stop ou modification des sites d'épissage).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Un exemple classique de mutation ayant pour conséquence le dysfonctionnement d'une protéine est celui de l'anémie falciforme ou drépanocytose. Une seule mutation portant sur le gène de la globine provoque la substitution d'un acide aminé en position 6 sur les 146 de la β-globine. Le codon GAG qui code l'acide glutamique est remplacé par un codon GTG qui code la valine. L'hémoglobine est alors anormale et lorsqu'elle libère son dioxygène, les hématies prennent une forme en faucille qui entrave leur circulation dans les vaisseaux de petit diamètre. Les individus hétérozygotes ne souffrent pas de drépanocytose, mais ils peuvent la transmettre à leurs descendants. Chez les homozygotes, la mutation a de graves conséquences.

Pour conclure sur ce bref aperçu des mutations géniques, soulignons que lorsqu'elles s'expriment, elles ont de grosses conséquences sur la viabilité de celui qui en hérite, elles ont donc de fortes chances d'être éliminées par la sélection naturelle.

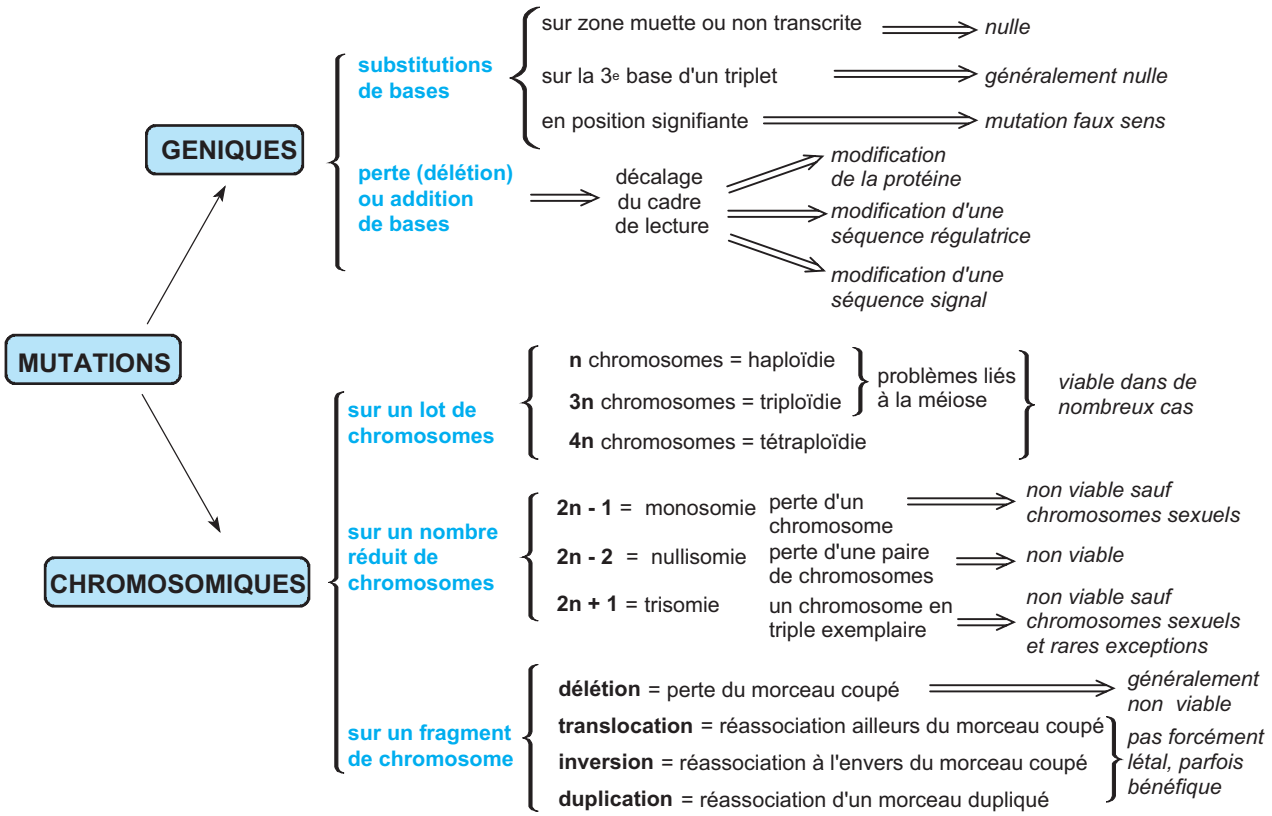


Figure 8.10 Les mutations et leurs conséquences.

b) Mutations chromosomiques (figure 8.10)

➤ Mutations chromosomiques portant sur un lot de chromosomes

L'haploïdie est normale et viable chez de nombreux organismes : champignons, végétaux et même animaux (les mâles d'abeille sont haploïdes). La diploïdie sera considérée comme l'état « normal ». Lorsque le nombre de chromosomes est aberrant, un jeu complet de chromosomes peut être concerné : triploïdes (3n), tétraploïde (4n). Cette situation se rencontre rarement chez les animaux où elle a généralement des effets délétères ; chez les végétaux, elle est fréquente et même créée car les polyploïdes ont une taille ou des propriétés intéressantes. Par exemple le blé, une graminée du genre *Triticum*, est cultivée à l'état diploïde (2n = 14), à l'état tétraploïde (2n = 28) ce sont les blés durs ou à l'état hexaploïde (2n = 42) ce sont les blés tendres.

Remarque : chez les **autopolyploïdes**, les multiples jeux proviennent de la même espèce, mais on peut créer, par hybridation par exemple, des **allopolyploïdes** en réunissant des lots de chromosomes provenant d'espèces différentes. Un exemple en est donné par la combinaison du blé hexaploïde (2n = 42) et du seigle diploïde (2n = 14) : on obtient une plante qui réunit le rendement du blé et la robustesse du seigle.

Lorsqu'un organisme contient un nombre impair de lots (n, 3n, 5n…), l'appariement des chromosomes homologues pose problème au moment de la méiose. On pourrait imaginer une répartition n et 0, n et 2n ou n et 4n, mais il faudrait dans ce cas que tous les homologues appariés migrent dans la même cellule-fille, ce qui n'est pas le cas. La seule méiose possible est observée chez les mâles haploïdes d'abeille (et quelques autres hyménoptères) où à la première division il se forme une cellule-fille sans noyau. L'absence de méiose peut être utilisée pour produire par multiplication végétative des plantes sans graine (banane 3n ou 4n, pastèque 3n).

Chez des animaux sans multiplication végétative, la polyploïdie peut être maintenue grâce à un mode de reproduction sexué parthénogénétique ou gynogénétique au cours duquel la méiose est escamotée ou particulière. Par exemple, chez la salamandre triploïde *Ambystoma jeffersonianum*, à un stade précoce de l'ovogenèse, il se produit une duplication des chromosomes sans division cellulaire, la méiose démarre donc dans des cellules à 6n et se termine par la production de gamètes à 3n qui se développent en un embryon, sans fécondation.

➤ Mutations chromosomiques portant sur un nombre réduit de chromosomes

La perte d'un chromosome entraîne le caryotype (2n – 1), il s'agit d'une **monosomie**. Le gain d'un chromosome (2n + 1) fait qu'un chromosome est représenté en triple exemplaire, il s'agit d'une **trisomie**. La perte d'une paire de chromosomes (2n – 2) est une **nullisomie**. De telles anomalies s'expliquent par une non-disjonction de certains chromosomes lors de la mitose ou de la méiose à la première ou à la seconde division (figure 8.11). Les gamètes qui résultent de cette méiose anormale sont (n + 1) ou (n – 1), leur union avec un gamète normal donnera des zygotes monosomiques (2n – 1) ou trisomiques (2n + 1).

Nous limiterons l'examen des conséquences des monosomies ou trisomie à l'espèce humaine. Les monosomies portant sur des autosomes sont létales assez tôt au cours du développement fœtal, il en est de même pour les trisomies à l'exception de celles portant sur les chromosomes 13, 18 et 21. Les trisomies 13 (syndrome de Patau) ou 18 (syndrome d'Edwards) causent une mort précoce, seule la trisomie 21 (syndrome de Down) est viable. Les monosomies ou trisomies portant sur les chromosomes sexuels sont viables sauf celles qui suppriment tout chromosome X. Les différents syndromes sont résumés dans le tableau 8.3 Soulignons que ces mutations ne sont à l'origine que d'une variation quantitative et non qualitative du matériel génétique.

TABLEAU 8.3 LES ANOMALIES PORTANT SUR LE NOMBRE DE CHROMOSOMES SEXUELS CHEZ L'HOMME.

Génotype	Sexe	Nom du syndrome	Conséquences
2A XX	♀	Normal	
2A XY	♂	Normal	
2A X0	♀	Turner, monosomie X	Stérilité, petite taille
2A XXY	♂	Klinefelter	Stérilité, retard mental
2A XXX	♀	Trisomie X	Normales, fécondes
2A XYY	♂		Normal, fécond

c) Mutations chromosomiques portant sur des fragments de chromosomes (figure 8.10)

Elles ont pour origine deux coupures de l'ADN double brin. Le morceau coupé est enlevé et les extrémités de part et d'autre de la coupure sont réassociées. Le morceau coupé peut être perdu ce qui cause une **délétion**, il peut être ajouté sur une autre coupure sur un autre chromosome non homologue, il cause une **translocation**, il peut être recollé sur place mais à l'envers provo-

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

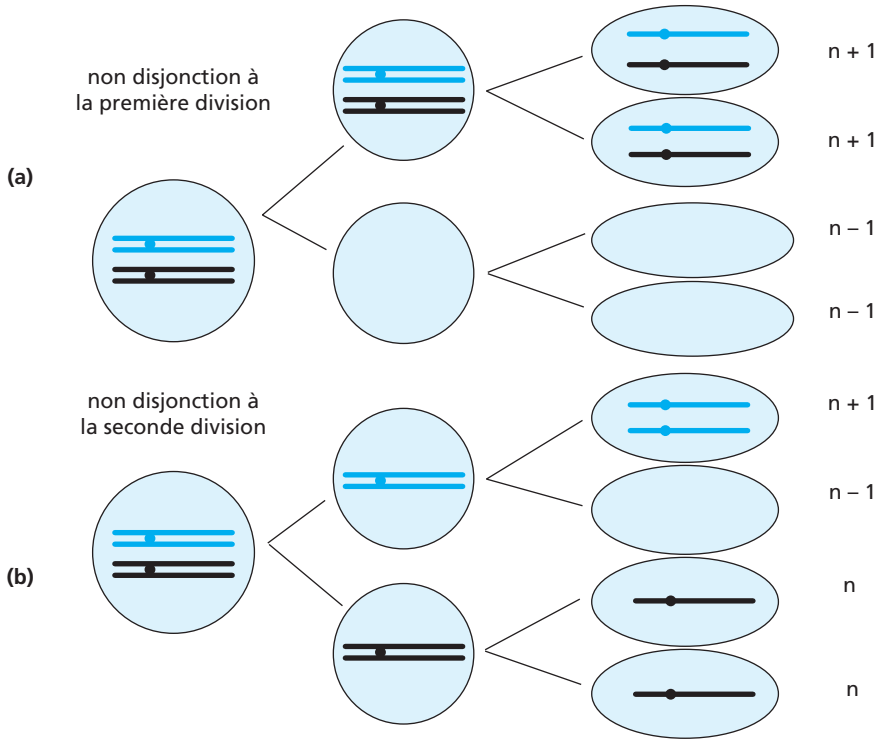


Figure 8.11 Anomalies de la méiose. Exemple portant sur une seule paire de chromosomes.
(a) non-disjonction à la première division ; **(b)** non-disjonction à la seconde division.

quant une **inversion**. Une coupure peut aussi réassocier un fragment dupliqué, au même endroit ou sur une autre coupure, il y a alors **duplication**. Ces coupures et réassociations se produisent n'importe où, éventuellement dans un gène. On imagine aisément les conséquences dans l'expression du génome. Les fragments isolés qui ne contiennent pas de centromère sont perdus au moment de la division cellulaire.
Les délétions sont le plus souvent létales, mais les translocations, inversions et surtout les duplications, ne le sont pas forcément. Elles peuvent même constituer l'un des éléments de l'évolution et de la spéciation.

8.2.2 Recombinaisons à l'origine de nouvelles associations géniques

Nous entendons par recombinaison une nouvelle association, un nouvel agencement d'un matériel génétique préexistant. Nous en distinguerons deux types.

a) Recombinaison homologue

La recombinaison homologue concerne l'échange de parties homologues du génome. Nous reviendrons sur celles qui se déroulent au cours de la méiose puis envisagerons la situation comparable au cours de la mitose.

➤ Recombinaison homologue lors de la méiose

Dans le paragraphe 8.1, nous avons montré que les divers brassages de gènes au cours de la méiose et de la fécondation engendrent un zygote génétiquement original. Dans ce cas, la novation réside dans de nouvelles associations d'éléments préexistants qui sont les allèles des différents gènes. Le grand nombre d'allèles rend compte des différences individuelles. Tout se passe comme si, dans deux textes semblables certains mots étaient des synonymes : l'échange de ces mots entre les 2 textes modifie la phrase mais n'en modifie pas le sens. Dans ce paragraphe,

nous étudierons la recombinaison dans les méiocytes. La recombinaison peut être définie comme le mécanisme qui permet, à l'issue de la méiose, d'obtenir dans les cellules haploïdes une combinaison d'allèles différente de celle présente dans les génotypes des chromosomes parentaux au sein du méiocyte.

Par exemple, dans un méiocyte sont réunis le génome d'un gamète parental contenant les gènes **A** et **B** et le génome de l'autre gamète parental qui porte les mêmes gènes sous la forme allélique **a** et **b**. À l'issue de la méiose, on obtient des cellules haploïdes portant les gènes **AB**, **ab**, **Ab** et **aB**. Comment expliquer l'apparition des **recombinants Ab** et **aB** ?

Deux réponses sont possibles selon que **A** et **B** sont situés sur le même chromosome ou des chromosomes différents.

Exemple d'un méiocyte au sein duquel les 2 gènes différents A et B sont portés par des chromosomes différents

Le génome d'un des parents apporte les allèles **A** et **B** de ces gènes, l'autre génome parental apporte les allèles **a** et **b**. La répartition des chromosomes homologues de part et d'autre de la plaque métaphasique rend compte de l'apparition des recombinants dans les gamètes de F1 (figure 8.12).

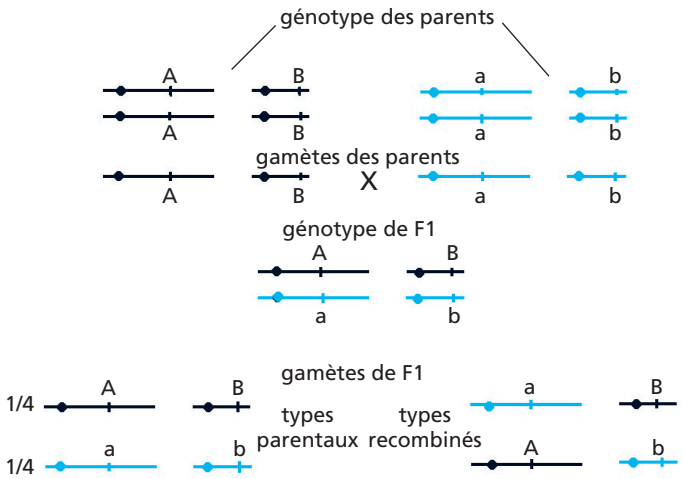


Figure 8.12 Assortiment indépendant de deux paires d'allèles portés par des chromosomes différents.

Les paires d'allèles sont séparées indépendamment l'une de l'autre, on qualifie leur assortiment d'**indépendant**. La fréquence des recombinants est : 1/4 **A,b** + 1/4 **a,B**. = 1/2. Si l'on observe la même méiose en partant de dihybrides **A,b** et **a,B**, les résultats sont les mêmes (mais cette fois, les recombinants sont **A,B** et **a,b**).

> ***Remarque :*** on considère ici des proportions acquises statistiquement, sur un grand nombre de croisements entre parents choisis. Ces conditions ne sont valables que sur du « matériel » de laboratoire dont la durée de génération est brève (drosophiles, neurospora, des levures, etc.).

Chez des organismes haploïdes, comme *Neurospora*, il est aisé de reconnaître le génotype des produits de la méiose, mais chez des diploïdes, comment le savoir ?

On effectue le croisement des gamètes issus de ces produits de la méiose de F1 avec des gamètes d'une lignée pure doublement récessive pour les allèles considérés : ici **a,b**. Ce type de croisement est appelé **croisement-test** et la souche doublement récessive une **souche-test** (tableau 8.4). Les phénotypes observés chez les zygotes indiqueront quels étaient les allèles dominants dans les gamètes testés.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

TABLEAU 8.4 RÉSULTATS D'UN CROISEMENT TEST.

Gamètes de la souche à tester	Gamète a,b de la souche test	Génotypes et proportions des descendants
1/4 A,B	a,b	A/a , B/b 1/4
1/4 A,b	a,b	A/a , b/b 1/4
1/4 a,B	a,b	a/a , B/b 1/4
1/4 a,b	a,b	a/a , b/b 1/4

L'égalité des *phénotypes* des descendants **A,B A,b a,B** et **a,b** et le pourcentage de recombinaison de 50 % confirme l'égalité des différents types de gamètes donc que les caractères A et B sont indépendants.

À défaut de posséder une souche-test, on peut répondre à la question précédente en effectuant une autofécondation des dihybrides entre eux : nous avons vu quels étaient les gamètes possibles et leurs proportions (tableau 8.5)..

TABLEAU 8.5 RÉSULTATS D'UNE AUTOFÉCONDATION DE DIHYBRIDES.

		Gamètes maternels			
		A,B	A,b	a,B	a,b
Gamètes paternels	A,B	A,B/A,B	A,b/A,B	a,B/A,B	a,b/A,B
	A,b	A,B/A,b	A,b/A,b	a,B/A,b	a,b/A,b
	a,B	A,B/a,B	A,b/a,B	a,B/a,B	a,b/a,B
	a,b	A,B/a,b	A,b/a,b	a,B/a,b	a,b/a,b

proportions des phénotypes : A/B 9/16 ; A/b 3/16 ; a/B 3/16 ; a/b 1/16

Cette proportion 9, 3, 3, 1, dans les phénotypes des descendants (F2) issus d'autofécondation de dihybrides de F1 est caractéristique de caractères indépendants.

Exemple d'un méiocyte au sein duquel les gènes A et B sont portés sur le même chromosome

Le génome d'un parent apporte les allèles **A** et **B** et l'autre les allèles **a** et **b**. Lors de la prophase de première division de la méiose de la F1, un crossing-over est effectué entre les deux gènes sur deux chromatides homologues mais pas sur les autres (figure 8.13). Les produits de la méiose donnent quatre cellules haploïdes qui portent les gènes **AB**, **ab**, et les recombinants **Ab** et **aB**. La fréquence des recombinants (**Aa** + **aB**) est constante pour deux gènes donnés mais elle est toujours inférieure à 1/2. Cette fréquence n'est pas la même selon les deux gènes considérés. De tels gènes sont appelés des **gènes liés** (car ils sont liés par le morceau de chromosome qui les sépare).

Quelle est la fréquence de recombinaison pour deux gènes liés (portés par le même chromosome) ?

La question a été évoquée dans le paragraphe 8.1.3.a. Nous avons montré comment s'effectuent les crossing-over et quelles en sont les conséquences sur la recombinaison des allèles. Plus un locus est proche du centromère, moins il a de chances d'être recombiné et plus deux gènes sont proches moins ils ont de chance d'être séparés par des crossing-over. Réciproquement, si l'on considère deux gènes suffisamment éloignés sur le même chromosome, ils ont de fortes chances d'être séparés au cours de la méiose. Rappelons ce qui est écrit au paragraphe précédent : des gènes sont liés si les caractères parentaux retrouvés dans les gamètes recombinants ne répondent pas à la proportion attendue de 50 %.

Reprenons l'exemple des gènes A et B et de leurs allèles a et b. S'ils sont situés sur l'un et l'autre des deux chromosomes homologues, les gamètes produits donneront les combinaisons

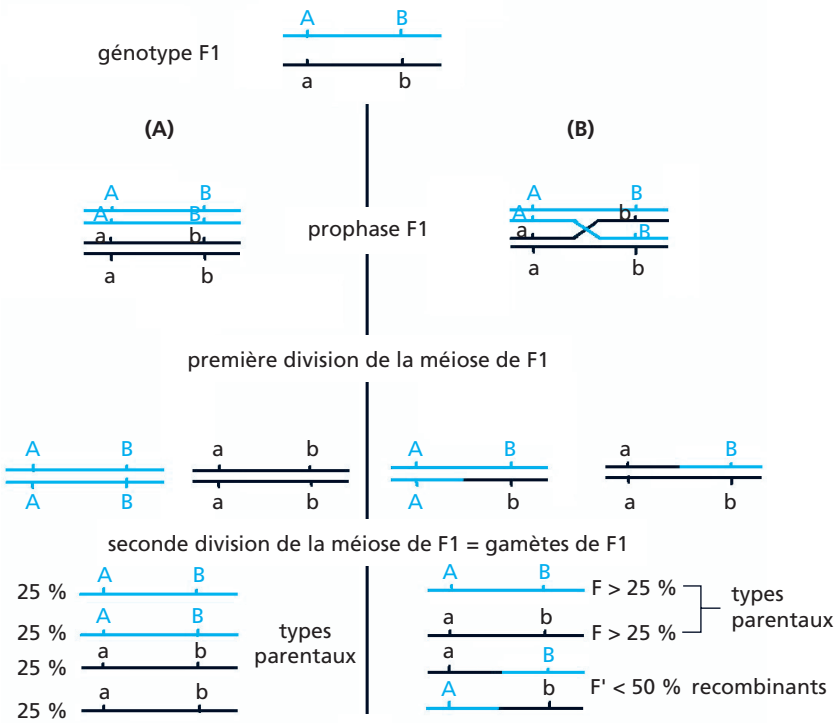


Figure 8.13 Répartition de deux allèles portés par un couple de chromosomes homologues en position cis (les centromères situés à gauche de A ou a n'ont pas été représentés). **(A)** sans crossing-over ; **(B)** avec 1 crossing-over entre les allèles considérés. F = fréquence des types parentaux ; F' = fréquence des types recombinés.

représentées sur la figure 8.13. Dans cet exemple, nous avons supposé que A et B donc a et b sont situés sur le même homologue : on qualifie cette position de **cis**.

Si l'on effectue les mêmes croisements mais en supposant que les allèles sont répartis sur les chromosomes homologues en A,b et a,B, on les qualifie alors en position **trans**, les proportions de recombinants sont les mêmes que celles du croisement précédent en position cis (figure 8.14).

Comme pour les gènes indépendants, le génotype des gamètes de cette première génération (F1) ne sera connu qu'en observant le phénotype des descendants (F2) en les croisant avec un partenaire récessif pour les allèles de chaque gène.

Les fréquences de recombinaison sont une source fondamentale d'informations pour le généticien puisqu'elles rendent compte de la position des allèles sur le chromosome. En comparant la fréquence de recombinaison des différents allèles au sein des produits de la méiose, on en déduit leur position sur le chromosome. L'unité de mesure de distance entre les loci est l'unité cartographique ou encore le **centimorgan** (cM). Une **unité cartographique** ou un cM sont définis comme la distance qui sépare deux loci présentant un taux de recombinaison de 1 % au sein des produits de la méiose.

Si l'on reprend l'exemple précédent, que sur 1 000 produits de F2, on retrouve les types parentaux initiaux 450 A,B et 490 a,b et les types recombinants 25 A,b et 35 a,B, nous comptons 25 + 35 = 60 recombinants, le taux de recombinants est 60/1 000 = 6 %. Ce qui peut encore s'exprimer par :

- distance génétique = fréquence de recombinaison 0,06 ;
- distance génétique = pourcentage de recombinaison 6 % ;
- distance génétique = 6 cM = 6 unités cartographiques.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

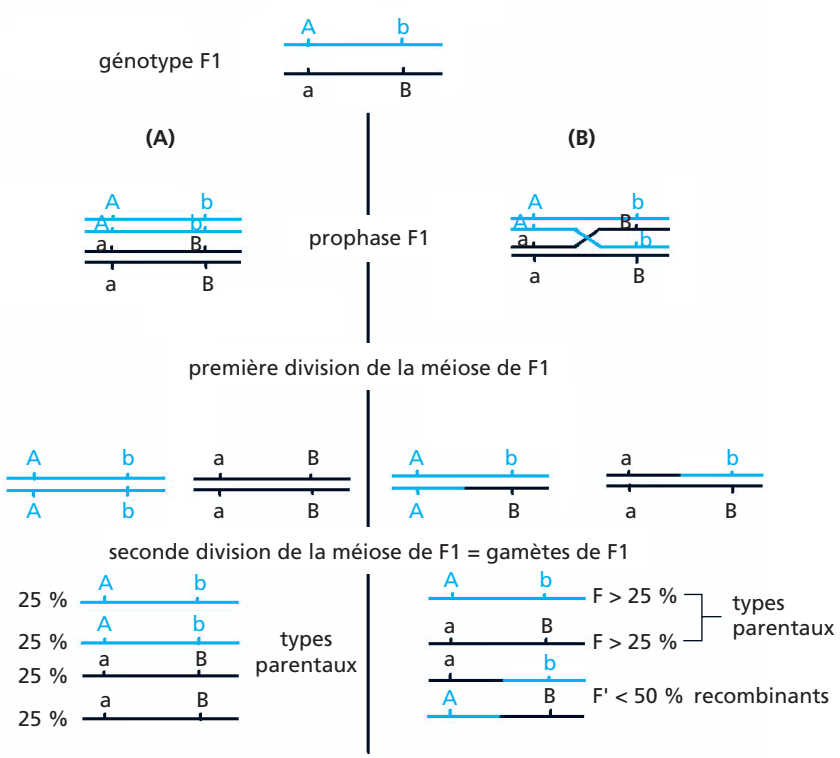


Figure 8.14 Répartition de deux allèles portés par un couple de chromosomes homologues en position trans (les centromères situés à gauche de A ou a n'ont pas été représentés). **(A)** sans crossing-over ; **(B)** avec 1 crossing-over entre les allèles considérés. F = fréquence des types parentaux ; F'= fréquence des types recombinés.

Pour connaître la position d'un gène C par rapport aux précédents, il faudra mesurer la distance génétique entre A et C, nous trouverons par exemple 14 cM. Mais C peut être de part et d'autre de A. Si B est situé entre A et C, la distance entre B et C est 14 — 6 = 8 cM, Si non, B et C sont distants de 14 + 6 = 20 cM (figure 8.15). Pour connaître la position relative des trois gènes, il faudra mesurer la distance entre B et C.

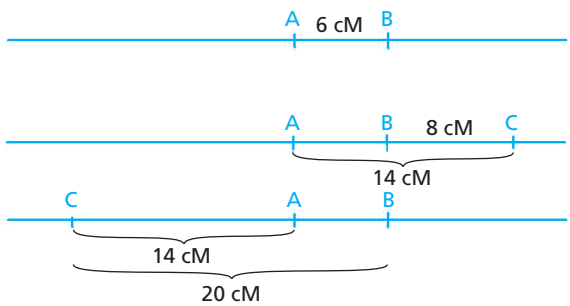


Figure 8.15 Possibles positionnement des gènes A, B et C sur le chromosome.

Si l'on considère deux gènes très éloignés, il y a de fortes chances qu'un crossing-over les sépare, donc le pourcentage de recombinaison devrait être de 50 %. Nous avons mentionné plus haut que la valeur réelle est toujours inférieure, quelle en est la raison ? Si deux gènes sont éloignés, ils ont de fortes chances d'être séparés par un double crossing-over le premier les sépare, le second les réunit (figure 8.16).

Remarque : on peut aussi calculer la distance génétique d'un gène par rapport au centromère. C'est ce qui a été illustré à propos de *Neurospora* dans le paragraphe 8.1.3 puisque chaque recombinaison a sa réciproque, la distance d entre un locus et le centromère est : d (cM) = (1/2 du nombre d'asques recombinants/nombre total d'asques) × 100.

Par exemple si l'on dénombre 30 asques recombinants pour la couleur des spores sur 150 asques observées, la distance qui sépare le centromère et le gène codant la couleur est : (1/2 30/150) 100 = 10 cM.

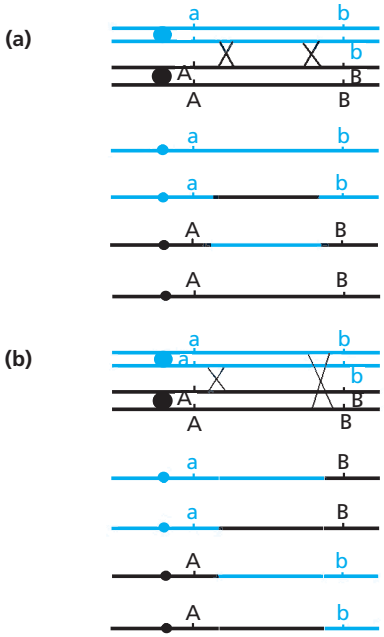


Figure 8.16
Un double crossing-over.
(a) sur les mêmes chromatides ;
(b) sur des chromatides différentes.

➤ Recombinaison homologue lors de la mitose

Cette recombinaison se produit dans les cellules somatiques lors de la division mitotique. C'est un événement rare dont la fréquence est de l'ordre de 10^{-5} par division. Plus les mitoses sont actives et plus ces recombinaisons ont de chance de se produire.

Lors de la mitose, les chromosomes d'origine paternels et maternels se placent sur la plaque métaphasique, sans appariement avec leur homologue. Comment, dans ces conditions, peut-on expliquer qu'ils échangent des morceaux avec leur homologue ? Accidentellement, 2 chromosomes homologues déjà dupliqués peuvent se trouver proches et s'apparier sur une petite longueur portant les mêmes allèles. Il peut à ce niveau se produire un crossing-over.

Un exemple de crossing-over mitotique chez la souris, illustré par des aberrations de la couleur du pelage, a été donné au chapitre 11 de l'ouvrage de 1re année.

Chez les mammifères, des crossing-over mitotique sont responsables de certaines tumeurs dans lesquelles, à partir d'une cellule hétérozygote, la réunion d'un gène récessif à l'état homozygote provoque une prolifération et une différenciation cellulaire excessives (rétinoblastomes, rhabdoblastomes, astrocytomes).

b) Recombinaison spécifique de site

Dans ce qui précède, les recombinaisons qui ont été décrites consistent en des échanges d'allèles. Dans ce qui suit, nous allons rapporter d'autres types de recombinaison au cours desquels des fragments d'ADN double brin spécifiques sont déplacés et insérés dans un nouveau site. Dans un premier temps sera envisagée la transposition aléatoire d'éléments dont le déplacement peut induire des modifications de l'expression génétique, puis, dans un second temps l'exemple d'un déplacement organisé d'éléments silencieux vers un site actif.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ Transposition d'éléments mobiles

En 1951 la biologiste Barbara Mac Clintock, qui travaillait sur le maïs, apporte une interprétation originale des mutations instables qu'elle observe. Elle montre que ces mutations sont associées à des déplacements spontanés de fragments d'ADN dans le génome. Ces résultats allaient à l'encontre du dogme de la stabilité du génome et ils laissèrent sceptiques la plupart de ses collègues. Puis à partir de 1970, des éléments mobiles furent trouvés chez les bactéries puis chez toutes les espèces où on les a cherchés. En 1983, Barbara Mac Clintock recevait le prix Nobel.

Les **éléments transposables**, ou **transposons**, ou **gènes sauteurs**, sont des éléments génétiques mobiles, capables de sauter d'un endroit du génome à un autre et de s'insérer n'importe où, y compris dans les gènes dont ils modifient le fonctionnement. Ils représentent 17 % du génome d'*Arabidopsis thaliana*, 18 % du génome de *Drosophila melanogaster*, 45 à 50 % du génome humain, 50 % du génome de *Zea maïs*. Les transposons sont des fragments d'ADN de taille variable, allant de 0,5 à plusieurs dizaines de kb, il en existe plusieurs familles. Par exemple, chez la drosophile on peut dénombrer 3 000 à 5 000 séquences mobiles réparties en 30 à 50 familles. Chez les mammifères, les éléments transposables LINE (*Long Interspersed Elements*) et SINE (*Short Interspersed Elements*) sont les plus abondants. Chez l'Homme un élément SINE de la famille appelée AluI d'une taille voisine de 300 pb est présent à environ un million d'exemplaires et représente 10 % de l'ADN.

Un élément transposable « typique » contient une séquence codant une transposase ; lorsque cette enzyme est produite, elle ouvre l'ADN et gouverne l'insertion du transposon à ce niveau. L'ensemble fonctionne à la manière d'un **couper/coller**. D'autres transposons intègrent leur ADN par l'intermédiaire d'une transcription reverse de leur ARN, ce sont les **rétrotransposons** et fonctionnent à la manière d'un **copier/coller**. Nous ne détaillerons pas ici la machinerie ni les mécanismes des coupures et insertions.

Quelles sont les conséquences de la présence de transposons sur l'expression génétique ? Installés dans le génome, les transposons peuvent y subsister et subir des changements par mutations, mais la plupart de ces éléments ne peuvent plus transposer par perte totale ou partielle de la possibilité d'exprimer une transposase fonctionnelle. Ils restent cependant capables de fonctionner en utilisant la transposase d'un transposon resté fonctionnel situé ailleurs. La fréquence de transposition est du même ordre que la fréquence de mutation spontanée soit environ 10^{-6}, mais dans un génome en voie d'envahissement par un transposon, la fréquence de transposition peut être beaucoup plus élevée de l'ordre de 10^{-3} à 10^{-4} et chez les plantes, certains transposons atteignent des fréquences de quelques %. Les transposons peuvent induire des mutations. L'insertion dans une séquence codante l'interrompt et aboutit à un polypeptide tronqué. L'insertion dans un intron a des effets variables : nuls, interruption de la transcription, épissages incorrects. L'insertion dans une séquence régulatrice inhibe ou active (promoteur faible modifié) la transcription. Les transposons peuvent causer des inversions ou des délétions de séquences codantes comprises entre 2 éléments mobiles. Lors du départ d'un transposon, son excision peut être imparfaite et laisser dans l'ADN des morceaux de séquence ou conduire à un réappariment défectueux de l'ADN restant. Lorsque deux transposons sont situés côte à côte sur des chromosomes voisins, homologues ou non, ils favorisent la translocation des morceaux d'ADN ; on observe dans ce cas des effets comparables à ceux d'une recombinaison mitotique.

Du point de vue évolutif, les transposons créent de nouvelles mutations, des réarrangements du génome, des recombinaisons, de nouvelles combinaisons d'introns-exons et en cela, ils augmentent le polymorphisme. Il semble y avoir une co-évolution entre les transposons et le génome de l'hôte mais on observe également une transmission horizontale entre organismes sans relation phylogénique, probablement due à des vecteurs (parasites, symbiotes... ?).

Du point de vue pratique, les transposons constituent un outil remarquable car on peut y insérer des séquences que l'on souhaite intégrer à l'ADN. D'autres applications pour le clonage de gènes ou la sélection de mutants sont également courantes.

➤ Déplacement de gènes silencieux sur un site actif

Certains parasites sont capables de tromper la résistance de leur hôte en renouvelant constamment leurs protéines de surface. Ces protéines sont des antigènes qui suscitent la production

d'anticorps chez l'hôte, mais dès qu'ils sont produits, le parasite se couvre d'autres antigènes et ce à répétition. Cette **variation antigénique** se rencontre chez *Plasmodium falciparum,* responsable du paludisme, *Pneumocystis carinii,* un champignon responsable de la pneumonie opportuniste chez les personnes atteintes du SIDA, ou *Trypanosoma brucei* responsable de la maladie du sommeil. Les mécanismes sont bien compris chez *T. brucei*. Les antigènes de surface sont des glycoprotéines ancrées dans la bicouche lipidique de la membrane du parasite, elles forment un manteau d'une épaisseur de 12 à 15 nm. Toutes les molécules qui forment un manteau à un moment donné sont identiques, mais elles sont complètement différentes de celles qui formeront le manteau suivant. Pendant qu'une population de variants est éliminée par les anticorps de l'hôte, de nouveaux variants apparaissent, déclenchent une réaction infectieuse et la production de nouveaux anticorps et ainsi de suite. On évalue à un millier le nombre de variants antigéniques, chacun correspond à un gène qui code un variant. La majorité des gènes qui codent une glycoprotéine variable (GSV) occupent sur le chromosome une position où ils ne seront jamais exprimés (gènes silencieux). Chacun d'eux est copié à tour de rôle puis déplacé (translocation duplicative) en position télomérique dans un site d'expression où se trouvent neuf autres gènes, l'ensemble est sous contrôle d'un seul promoteur. La transcription a lieu pour les neuf gènes + le GSV sélectionné, les protéines de surface produites sont mises en place. Dans 1 cellule sur 10^2 à 1 sur 10^6 selon les souches, un nouveau variant vient prendre la place du précédent, cette nouvelle souche prolifère tandis que la précédente est éliminée par les anticorps.

8.2.3 Mécanismes favorisant l'hétérozygotie chez les angiospermes

Dans les deux paragraphes précédents nous avons envisagé des processus de variation se déroulant lors de la formation des tétraspores ou des gamètes. Nous exposons dans ce paragraphe des processus qui influencent la probabilité de rencontre des gamètes.

a) Mécanisme imposant une fécondation croisée, la dioécie

Voir *Biologie 1re année,* TP14 § 14.2.3

L'analyse de diverses fleurs montre que certaines plantes ne possèdent que des fleurs d'un même sexe sur un même pied (figure 8.17). Il s'agit d'espèces dioïques (*di* = deux, *oïkos* = maison) chez lesquelles les pieds mâles et les pieds femelles sont génétiquement différents (divers saules, le compagnon blanc, le kiwi).

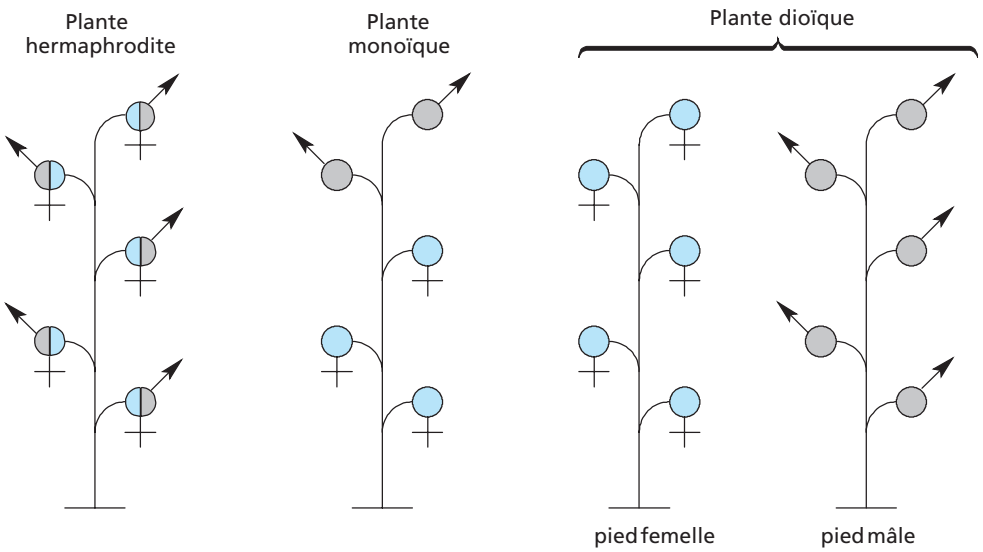


Figure 8.17 Diverses modalités de répartition des sexes chez les plantes à fleurs.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Le déterminisme de cette séparation des sexes dans l'espace est génétique. Comme chez les animaux, les caryotypes des espèces dioïques qui ont été analysés montrent la présence d'autosomes et d'hétérochromosomes. Chez le compagnon blanc, les individus XY produisent des fleurs mâles, alors que les pieds femelles possèdent deux chromosomes X. Ceci n'est qu'un exemple, et comme chez les animaux divers types de déterminisme s'observent. Cependant, dans tous les cas, la fécondation fait intervenir des gamètes issus de génotypes obligatoirement différents. Cette allogamie obligatoire favorise largement l'installation d'un état hétérozygote.
Cette disposition n'est pas très répandue. On estime à 3 ou 4 % les angiospermes dioïques vraies. Il existe, à côté d'une stricte séparation des sexes, des cas où l'on trouve des pieds avec des fleurs hermaphrodites et des pieds soit avec des fleurs mâles (espèces androdioïques) soit avec des fleurs femelles (espèces gynodioïques). Pour ces plantes, l'autofécondation est théoriquement possible sur les pieds hermaphrodites.

b) Mécanismes favorisant une fécondation croisée

Mis à part les rares cas de dioécie, l'**autofécondation** (fécondation mettant en jeu des gamètes issus d'un même pied) est théoriquement possible pour les autres Angiospermes, **hermaphrodites** et **monoïques**. Cependant divers dispositifs rendent peu probable la rencontre de gamètes issus d'un même génotype. Nous en retiendrons deux.
Il s'agit tout d'abord d'une séparation des sexes dans le temps. Chez ces fleurs **dichogames** on observe un décalage entre la maturité des anthères et la réceptivité du pistil. La sauge des prés, diverses campanules montrent dans une même fleur des étamines à maturité avant que les stigmates soient réceptifs (fleurs **protandres**). C'est l'inverse, chez le plantain, diverses poacées, des rosacées (fleurs **protogynes**).
Enfin, des dispositifs structuraux font barrage, au sein de la même fleur, à l'autofécondation. Le rostellum des orchidacées empêche le contact des pollinies et des stigmates de la même fleur. C'est le cas aussi de fleurs hétéromorphes (primevère) dont la position des étamines, la taille des papilles stigmatiques et celle du pollen rendent peu probable la fécondation par un autopollen. Remarquons que dans ce dernier cas existe un processus d'auto-incompatibilité qui s'ajoute aux obstacles précédents.

Voir « Les orchidacées » chapitre 5, figure 5.17 et *Biologie 1re année*, cahier couleur p. 25

Voir *Biologie 1re année*, « les solanacées », TP14 § 14.1.3

> ***Remarque :*** À l'opposé de ce qui précède, on trouve également des processus qui imposent ou favorisent une autogamie ! Les fleurs d'été des violettes restent fermées, et la fécondation implique obligatoirement l'autopollen. Chez certaines solanacées et astéracées, le pistil croît en passant dans un tube formé par la réunion des anthères. Le pollen est alors déposé sur les stigmates.

c) Processus d'auto-incompatibilité imposant une allogamie chez les angiospermes

➤ Mise en évidence d'une auto-incompatibilité

Le tableau 8.6 consigne les résultats de protocoles dans lesquels on pratique une autofécondation..

Tableau 8.6 Mise en évidence de l'auto-incompatibilité

Exemples	Résultats d'une autopollinisation	Conséquences	Type d'auto-incompatibilité
Tabac ornemental, diverses solanacées, rosacées et poacées ; des papavéracées	Germination du pollen et croissance avortée du tube pollinique	• Autofécondation impossible • Allogamie obligatoire	Gamétophytique : confrontation n/2n
Diverses brassicacées, caryophyllacées et astéracées	Aucune germination du pollen		Sporophytique : confrontation 2n/2n
Tabac cultivé, blé, pois…	Germination et croissance normale du tube	• Autofécondation possible • Autogamie	

Chez certaines espèces, l'autofécondation est effective : l'autopollen germe et engendre une double fécondation. En revanche chez d'autres, soit il germe mais sa progression est stoppée, soit il ne germe pas du tout. Tout se passe comme si la plante rejetait son propre pollen. On parle alors d'**auto-incompatibilité gamétophytique** (AIG) dans le premier cas et **sporophytique** (AIS) dans le second. Ces qualificatifs seront justifiés par la suite. Ce rejet de l'autopollen favorise largement l'**hétérozygotie**. Ces processus supposent un examen, une reconnaissance du pollen par le pistil. Quels en sont les fondements ?

➤ Bases génétiques de l'AIG et de l'AIS

AIG

Ces processus comportent plusieurs cas. Nous ne retiendrons que le modèle « Solanacées ». Une analyse génétique de l'AIG met en jeu divers croisements. On teste chez les descendants la germination du tube pollinique lors d'auto ou d'allopollinisations. Chez le tabac ornemental, ces analyses (figure 8.18) aboutissent aux résultats suivants:

- système gouverné par un seul locus, qualifié de S (S pour *self-incompatibility*) ;
- possibilité d'un très grand nombre d'allèles (fréquemment plusieurs dizaines) ;
- relation de codominance entre les allèles ;
- rejet quand l'allèle du pollen est au moins identique à un des allèles du pistil.

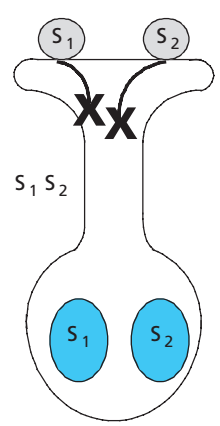
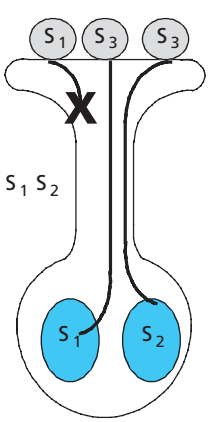
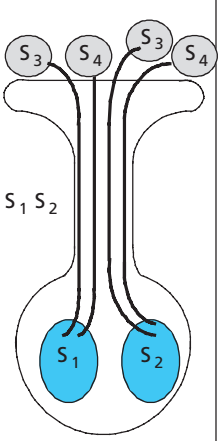
Type de fécondation	Autopollinisation	Pollinisation croisée	
Génotype des cellules mères du pollen	$S_1\,S_2$	$S_1\,S_3$	$S_3\,S_4$
Génotype du pollen	S_1 ou S_2	S_1 ou S_3	S_3 ou S_4
Génotype des cellules végétatives et génératives du pollen Génotype des cellules du pistil, c'est à dire du pied pollinisé Génotype de l'oosphère contenue dans l'ovule			
Génotype des embryons		$S_1\,S_3$ $S_2\,S_3$	$S_1\,S_3$ $S_2\,S_3$ $S_1\,S_4$ $S_2\,S_4$

Figure 8.18 Bases génétiques du modèle solanacée de l'AIG.
En bleu, les nouveaux génotypes, différents de celui des parents.

Ce type de confrontation n/2n, entre un génome haploïde (noyau du pollen) et un génome diploïde (cellules stigmatiques et stylaires), justifie le qualificatif de gamétophytique. On fait référence au fait que le pollen n'intervient que par un allèle. La paroi qu'il élabore lors de la

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

croissance du tube pollinique est mise en place par la cellule végétative. Elle affiche donc des « étiquettes » protéiques issues d'un génome haploïde, confrontées à des protéines issues d'un génome diploïde élaborées par les cellules stylaires et stigmatiques.

AIS

Voir « Le pollen » chapitre 5, § 5.2.2a

Chez diverses plantes, l'auto-incompatibilité s'accompagne de l'absence totale de germination du tube. Si l'on reprend l'analyse précédente avec diverses plantes comme les brassicacées, on arrive à des résultats contradictoires. À savoir qu'un pollen S_1 sur un style S_1S_3, dans un cas germera et dans l'autre ne germera pas ! On a donc été amené à envisager un autre processus . La formation de l'exine du pollen met en jeu les cellules du tapis qui sont diploïdes. On envisage donc que ce sont des étiquettes mises en place par un génome diploïde qui sont confrontées aux protéines des cellules stigmatiques (2n/2n).

L'analyse génétique conduit aux résultats suivants (figure 8.19) :

- système gouverné par un seul locus, S ;
- relations de codominance ou de dominance/récessivité entre les allèles ;
- rejet quand au moins un allèle exprimé par une cellule du tapis est identique à un allèle stigmatique.

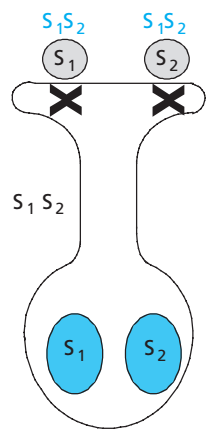
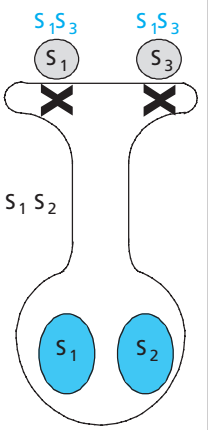
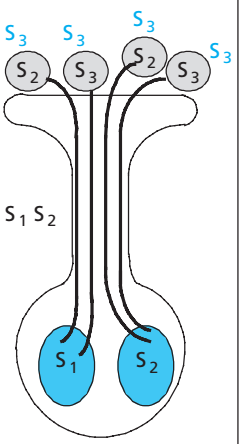
Type de fécondation	Autopollinisation	Pollinisation croisée	
Génotype des cellules mères du pollen	$S_1\,S_2$	$S_1\,S_3$	$S_2\,S_3$
Allèles exprimés par les cellules du tapis	S_1 et S_2 codominance	S_1 et S_3 codominance	S_3 dominance S_3/S_2
Protéines du manteau pollinique Génotype des cellules végétatives et génératives du pollen Génotype des cellules du pistil, c'est-à-dire du pied pollinisé Génotype de l'oosphère contenue dans l'ovule			
Génotype des embryons			$S_1\,S_2$ $S_2\,S_2$ $S_1\,S_3$ $S_2\,S_3$

Figure 8.19 Bases génétiques de l'AIS.

En bleu, les nouveaux génotypes, différents de celui des parents.

Comparaison des résultats

Dans l'AIG, seuls des hétérozygotes pour S sont produits. Dans l'AIS, les résultats sont plus complexes : des homozygotes pour S peuvent être engendrés !

Nous envisageons dans la suite successivement les bases moléculaires des deux processus.

➤ Bases moléculaires de l'AIG

Il faut isoler et caractériser les produits de l'expression des allèles au niveau du tube pollinique en croissance et dans les cellules stylaires.

On a pu par électrophorèse séparer les protéines stylaires codées par les divers allèles, (protéines SLG encore appelées SRNases). On teste ensuite la croissance de tubes polliniques issus de grains de pollen de génotype connu. Elle est significativement inférieure sur un milieu renfermant une protéine codée par un allèle identique à celui du pollen. Enfin, l'introduction et l'expression d'un allèle S_3 dans une plante S_1S_2 (transgenèse par *Agrobacterium)* entraîne le rejet de pollens, S_1, S_2 et S_3. On vérifie ainsi la fiabilité du modèle proposé.

La protéine stylaire a été séquencée. Elle possède :

- deux domaines hypervariables, spécifiques de l'allèle, au niveau desquels s'effectuerait la reconnaissance ;
- des domaines conservés dont certains comportent une histidine qui serait essentielle à l'activité RNase de cette molécule.

Qu'en est-il des protéines polliniques ? Leur connaissance est récente, beaucoup plus tardive que celle des SRNases stylaires. Il s'agit de protéines SLF, possèdant deux domaines, un site de reconnaissance de la partie spécifique de la SRNase et une *F box* responsable de l'inhibition de l'activité RNase.

Le schéma de la figure 8.20 présente un modèle couramment admis aujourd'hui. Il prend notamment en compte que l'ensemble des protéines stylaires pénètre dans le tube pollinique en croissance. Le processus d'entrée dans le tube demeure mal connu. Lors de la croissance d'un pollen S_1 sur un style S_1S_2, la protéine SLF_1 élaborée par le pollen S_1 reconnaît :

- avec une faible affinité le domaine catalytique de $SRNase_2$. L'activité *Fbox* initie la dégradation de $SRNase_2$ par ubiquitination et la voie du protéasome ;
- avec une forte affinité le domaine spécifique de $SRNase_1$. Le domaine à activité RNase libre catalyse la dégradation des ARN du tube pollinique dont la croissance s'arrête (cas d'autoincompatibilité).

Lors de la croissance d'un pollen S_3 sur un style S_1S_2, la protéine SLF_3 élaborée par le pollen S_3 ne reconnaît que les parties catalytiques des SRNase 1 et 2 qu'elle bloque. Les SRNase ne catalysent pas la dégradation des ARN du tube pollinique dont la croissance continue (cas de compatibilité pollen/pistil).

D'autres protéines indépendantes du système de reconnaissance interviennent également dans le contrôle de la croissance du tube pollinique. Enfin, notons que de nombreux points restent inexpliqués : comment est contrôlée l'expression d'un seul des deux gènes, SLF dans le pollen et SRNase dans le style ?

➤ Bases moléculaires de l'AIS

Trois gènes différents ont été identifiés au locus S, chacun comportant de nombreux allèles. Le tableau 8.7 regroupe les caractéristiques des produits de S identifiés.

TABLEAU 8.7 CARACTÉRISTIQUES DES PRODUITS D'EXPRESSION DES GÈNES DU LOCUS S

Protéines S	Présence dans les cellules stigmatiques	Présence dans le pollen
SLG, *S locus glycoprotein*	Dans la paroi cellulaire	Absente
SRK , *S receptor kinase*	Dans la paroi, le plasmalemme et le cytosol	Absente
SCR, *S cystein rich*	Absente	Dans le manteau pollinique

On retrouve une protéine SLG, mais sans activité RNase. On trouve aussi un récepteur à activité kinase, SRK, et une protéine SCR riche en cystéine. Cette dernière diffuse et entre en contact

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

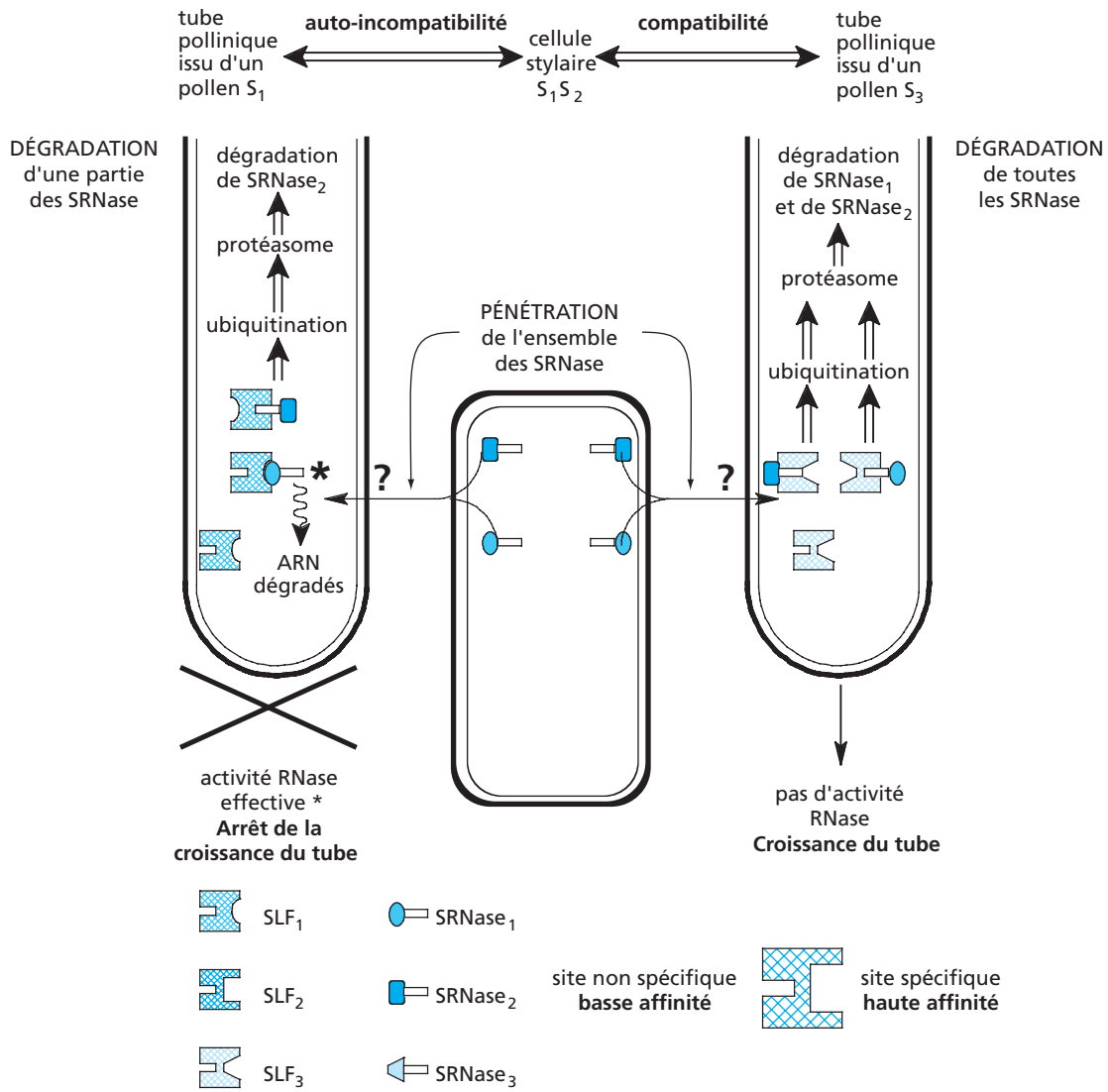


Figure 8.20 Modèle des processus moléculaires de l'AIG.
Point d'interrogation : processus de pénétration des SRNase non connu.

avec les protéines stigmatiques après étalement du manteau pollinique lors du contact pollen stigmate. La figure 8.21 illustre un modèle établi à partir de ces données. En cas d'incompatibilité, l'association SLG/SRK **(1)** aboutit à l'activation du domaine kinase de SRK **(2)**. Suit la phosphorylation d'une protéine ARC_1 **(3)** qui devient active. Elle possède un motif *Ubox* entraînant l'ubiquitination **(4)** et la destruction par le protéasome **(5)** de substrats, non encore identifiés, nécessaires à la croissance du tube pollinique. Parallèlement, le pollen n'est pas hydraté. Le plasmalemme des cellules stigmatiques possède une aquaporine, la protéine MOD, qui resterait fermée **(6)**. Le lien direct entre cet état fermé et ARC_1 n'a pas été établi. Des intermédiaires, non isolés, doivent intervenir. Si on est en présence d'allopollen, l'activité du récepteur kinase n'est pas moblisée : SRK est inactif. ARC_1 n'est pas phosphorylée et la croissance du tube pollinique a lieu. Parallèlement, de l'eau peut être libérée par les cellules stigmatiques, via des aquaporines ouvertes. Le grain de pollen hydraté peut germer.

Il ne s'agit que d'un modèle dont bien des mécanismes restent à élucider. Soulignons l'ubiquitination déjà rencontrée dans le modèle de l'AIG.

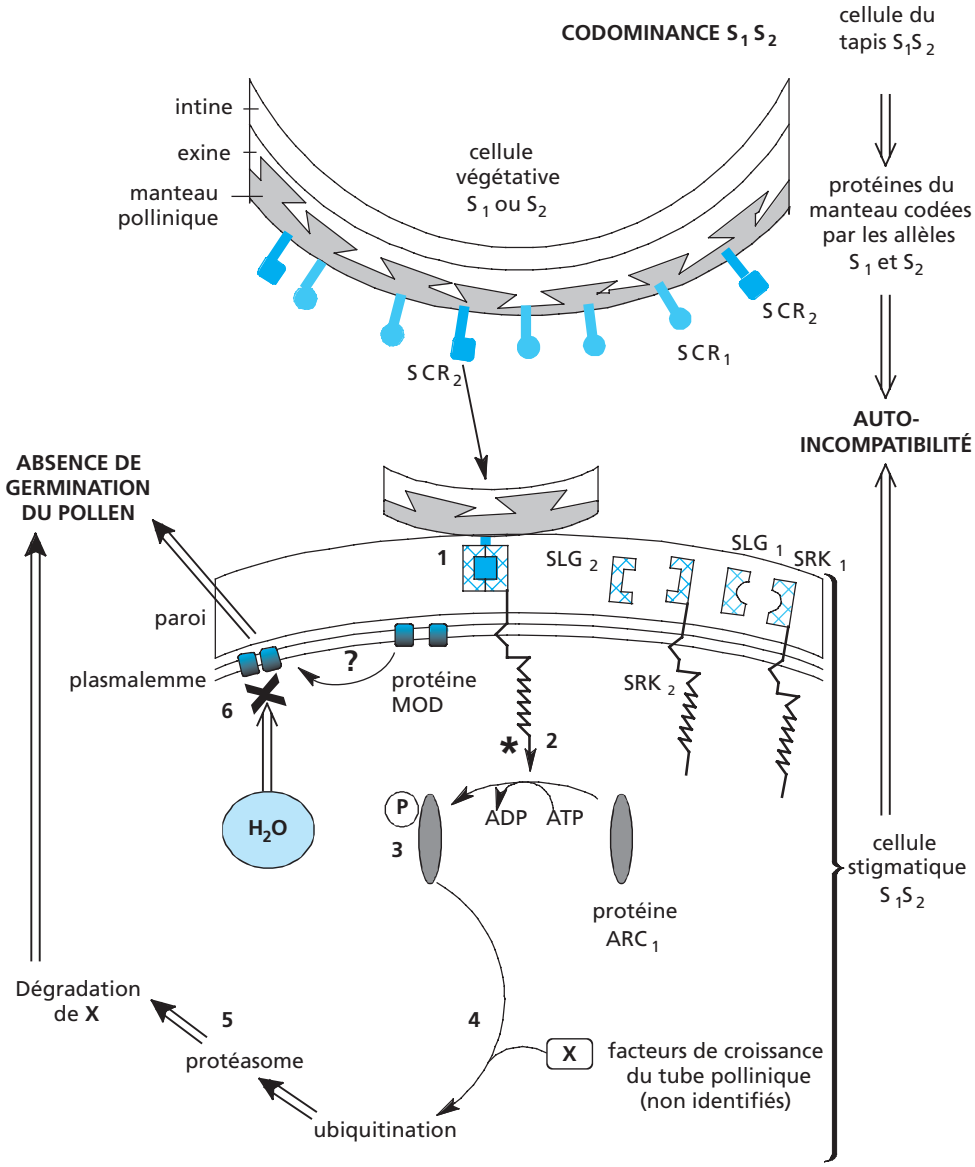


Figure 8.21 Modèle des processus moléculaires de l'AIS.
1 à **6** : explications dans le texte.

Voir chapitre 4, § 4.1.2

Voir « Les pinophytes » TP10, § 10.2 et 10.3

d) Importance des processus d'auto-incompatibilité chez les angiospermes

Les angiospermes avec 250 000 espèces recensées représentent le groupe dominant la flore continentale actuelle. C'est un taxon très diversifié par sa morphologie, ses types biologiques et les milieux qu'il occupe. Les pinophytes ne comportent que 600 espèces connues avec deux types biologiques seulement (phanérophytes et chaméphytes). Or, dans ce groupe on ne connaît pas d'auto-incompatibilité alors qu'environ la moitié des espèces est monoïque et le reste dioïque. L'autofécondation est donc largement possible.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Chez les angiospermes, le nombre d'espèces où elle est théoriquement possible est encore plus grand (environ 95 % des espèces). Cependant l'auto-incompatibilité, largement répandue la restreint fortement. Ceci engendre un taux d'hétérozygotie élevé chez les Angiospermes, certainement bien supérieur à celui des pinophytes. L'auto-incompatibilité est responsable de la diversité et de la réussite des angiospermes. Ainsi, à côté de la réalisation d'un fruit, une fonction essentielle du pistil est d'assurer une protection, protection mécanique des ovules, mais sutout physiologique: il protège la plante contre son propre pollen. C'est l'un des atouts de l'angiospermie.
Notons enfin que, à la différence des processus immunitaires des animaux, il s'agit d'un rejet du soi. Cependant, comme eux, les végétaux peuvent par leur membrane plasmique et leur matrice extracellulaire, élaborer des processus complexes de reconnaissance. Des processus similaires existent et participent de même à la diversité génétique de divers mycètes (hétérothallisme) et de ciliés (types sexuels).

8.3 CONSÉQUENCES GÉNÉTIQUES COMPARÉES DE LA REPRODUCTION SEXUÉE ET DE LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Les deux modalités existent, elles fonctionnent fort bien l'une et l'autre et il n'est pas question ici de désigner le gagnant. Nous dégagerons les points positifs ou négatifs de l'une (tableau de synthèse) et de l'autre et conclurons par un aperçu sur la parthénogenèse qui est un cas particulier de reproduction sexuée.

8.3.1 Avantages et les inconvénients de la multiplication végétative

Nous employons le mot « multiplication » et non « reproduction » car il n'y a dans ce mode de prolifération aucun rapport avec des phénomènes liés à la sexualité : il s'agit d'un clonage à partir d'un individu fondateur. Nous n'ignorons pas que le vocabulaire employé est parfois trompeur et souvent consacré par l'usage mais nous éviterons « reproduction asexuée » ou « reproduction végétative ». Si l'on entend par « reproduction » copie à l'identique, (comme un photocopieur qui reproduit des documents), le mot ne convient plus pour désigner la reproduction sexuée puisque les gamètes puis le zygote sont originaux ; il est alors préférable d'employer les termes de reproduction conforme (à l'identique) et non conforme (sexuée).
La multiplication végétative évite les phénomènes de sexualité et en cela, elle offre un gain de temps et d'énergie considérables. Ces gains peuvent être mis à profit pour peupler les milieux. Le dynamisme de peuplement est assez efficace pour prendre le pas sur la même espèce ou des espèces voisines à reproduction sexuée.
Au cas où l'individu souche aurait acquis une mutation favorable, cet avantage est rapidement multiplié, la situation inverse est tout aussi valable. Dans un cas comme dans l'autre, il faut prendre en compte le facteur temps : une mutation immédiatement favorable peut permettre l'exploitation de milieux nouveaux mais fragiles, si ce milieu se modifie, la conséquence devient catastrophique. À l'inverse, une mutation neutre ou légèrement défavorable dans l'immédiat, pourrait devenir favorable si les conditions changent plus tard.
Les mutations sont rares et le plus souvent défavorables : la rapidité de la multiplication végétative est un moyen de se débarrasser des défavorables par l'élimination de ceux qui la portent et de sélectionner les favorables.
Les mutations et surtout les crossing-over mitotiques apportent un renouvellement de l'information, par conséquent l'argument classique à l'encontre de la multiplication végétative sur la fixation du génome doit être largement modulé. Il est vrai que ces événements sont rares, le plus souvent létaux ou contre-sélectionnés par le milieu ou les conditions de vie (nous verrons qu'il le sont aussi dans la reproduction sexuée).
Est-ce que la multiplication végétative a réussi ? Chez les végétaux la réponse est positive, elle est même la seule multiplication possible dans de nombreux cas. Chez les animaux, elle n'est

Voir chapitre 6, § 6.4.2

pas compatible avec un niveau d'organisation élevé, c'est pourquoi on la rencontre essentiellement cher les invertébrés acœlomates et cœlomates hyponeuriens, chez les chordés, elle ne s'observe que chez les urochordés. Dans les groupes où elle fonctionne, c'est un moyen de multiplication efficace, souvent lié au parasitisme (mais pas exclusivement).

8.3.2 Avantages et inconvénients de la reproduction sexuée

En première analyse, la reproduction sexuée comporte bon nombre d'inconvénients. La formation de gamètes est un processus long, coûteux en énergie, compliqué et qui se termine par un gâchis non négligeable (combien de gamètes sont-ils réellement produits pour la formation d'un zygote ?). La différenciation de deux sexes a un coût important puisque, lorsque les sexes sont séparés, les mâles sont réduits à la production de gamètes : le potentiel reproductif repose entièrement sur les femelles, c'est-à-dire statistiquement sur 50 % de la population. Pourtant, la reproduction sexuée existe, c'est donc que les aspects positifs l'emportent. Quels sont-ils ?

Le brassage génétique apporte une variabilité qui permet de faire face en cas de modifications du milieu (argumentaire darwiniste : variations héréditaires sélection du milieu).

La variation qui est due aux mutations et à la recombinaison n'est conservée que si elle est favorable et que si elle est transmise à la descendance. Pour les espèces à reproduction sexuée, cette transmission ne se fera que si elle porte sur la lignée des cellules qui sont impliquées dans la gamétogenèse. Mais si cela est acquis, la transmission à la descendance de plusieurs mutations favorables sera beaucoup plus rapide lors de la reproduction sexuée que lors de la multiplication végétative. Prenons l'exemple de deux mutations favorables A et B apparues séparément. Lors de la multiplication végétative, il faudra attendre que la descendance de l'individu qui a reçu la mutation A reçoive également la mutation B. Au rythme des mutations, et compte tenu de la probabilité pour que B touche aussi ceux qui ont reçu A, l'événement a de faibles chances de se produire. Lors de la reproduction sexuée, si A apparaît chez un individu et B chez un autre, leur descendance héritera d'emblé de A et de B. Faut-il encore que ces deux mutants se rencontrent et qu'ils ne soient pas du même sexe ; lorsque la population est grande, la probabilité de leur rencontre est augmentée. Pour qu'elles expriment leur caractère favorable, ces deux mutations doivent être réunies mais elles doivent également être dominantes, si elles sont récessives, elles ne s'exprimeront qu'à l'état homozygote, elles devront donc pour cela être recombinées dans les gamètes des descendants. À l'inverse, si une mutation récessive défavorable survient, la recombinaison permet de la compenser en amenant un allèle favorable dominant.

Les milieux évoluent constamment, sous la pression des espèces qui y sont le mieux adaptées. Pour s'y maintenir, elles doivent évoluer rapidement. La reproduction sexuée offre les moyens d'y parvenir.

Il ne faut pas perdre du vue que la recombinaison présente également des effets négatifs en détruisant des combinaisons avantageuses de gènes. Supposons que sous la forme allèlique A et B ainsi que a et b, deux gènes apportent un avantage. Cet avantage sera effectif chez les haploïdes ou chez les homozygotes qui se multiplient sur le mode végétatif. En revanche, la reproduction sexuée donnera par recombinaison des individus A,b et a,B qui ne bénéficieront plus de l'avantage.

On peut se demander comment est apparue la reproduction sexuée ? il n'y a pas de réponse claire à cette question. Toutefois, les mécanismes de la recombinaison, connus dès les bactéries, devaient être, à l'origine, destinés à réparer des erreurs de réplication. Une autre hypothèse, qui n'exclut pas la précédente, est liée à l'existence de plasmides ou de virus qui peuvent transférer de l'information génétique. Chez les eucaryotes, l'apparition du noyau et le perfectionnement de la réplication de l'ADN évite d'avoir à compenser des pertes, donc isole de toute innovation génétique, ne laissant plus que la reproduction sexuée comme moyen d'échanger de l'information génétique.

Enfin, une mutation généralement coûteuse, entretenue par une reproduction sexuée coûteuse peut survenir à tout moment mais ne s'avérer utile que beaucoup lus tard (apparition d'un nouvel environnement par exemple) et donc n'être payante qu'à long terme. On peut s'inter-

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

roger sur ces mécanismes : pré-science de la sélection naturelle qui donne par avance les moyens de faire face à une situation future ? ou tout simplement le hasard qui fait un tri aléatoire ?
Le coût des mâles, la perte chez la femelle de 50 % de ses gènes au cours de la méiose, pourraient être évités si on imaginait que seules les femelles se reproduisent et que la méiose soit escamotée. Ce mode de reproduction existe : c'est la parthénogenèse ou reproduction sexuée uniparentale, par opposition à celle qui requiert les deux sexes et qui est biparentale.

8.3.3 Parthénogenèse : une reproduction sexuée uniparentale

La parthénogenèse, présente chez les végétaux comme chez les animaux, se définit comme l'ensemble des phénomènes permettant le développement d'un nouvel organisme à partir d'un gamète femelle sans participation du gamète mâle ou de tout autre élément susceptible de provoquer l'activation (encart 8.1).

ENCART 8.1

La parthénogenèse

La parthénogenèse a pour point de départ les cellules qui donneront les gamètes, c'est donc un cas particulier de reproduction sexuée. Cette cellule, par diverses modalités, évolue en un zygote diploïde. L'embryon se développe selon les étapes classiques de l'embryogenèse. À part la fécondation, ce mode de reproduction est une reproduction sexuée typique. Selon les moyens de réguler la diploïdie, il y a ou non recombinaison inter- ou intrachromosomique. Donc, les parthénotes ne sont pas forcément génétiquement conformes à leur mère. Les auteurs anglo-saxons emploient le terme de « *asexual reproduction* » pour désigner la parthénogenèse en ce sens qu'il n'y a pas de rapprochement des sexes pour obtenir un zygote. La traduction littérale « reproduction asexuée » est un contresens répandu dans la littérature et dans les esprits. Les mots « *asexual propagation* » peuvent être traduits par « propagation, ou multiplication, végétative ».
Le meilleur moyen de désigner la parthénogenèse serait : « reproduction sexuée uniparentale ». Remarquons cependant que ce terme s'applique aussi à l'autofécondation, qui est très rare chez les animaux mais qui existe chez un certain nombre de végétaux.

Il n'est pas question de développer ici le sujet sur le fond mais seulement de montrer quels sont les avantages ou inconvénients évolutifs de ce mode de reproduction.
Pour comprendre quel est le coût des mâles, prenons un exemple simple dans lequel on suppose qu'une femelle a deux descendants par génération et comparons l'effectif total de la descendance lors de la reproduction sexuée biparentale et uniparentale (tableau 8.8) :

Tableau 8.8 Comparaison reproduction sexuée uniparentale et biparentale.

Générations fondatrice	Rep. sexuée uniparentale 1	Rep. sexuée biparentale 1
1	2 ♀	2 (1 ♂ et 1 ♀)
2	4 ♀	2 (1 ♂ et 1 ♀)
3	8 ♀	2 (1 ♂ et 1 ♀)
4	16 ♀	2 (1 ♂ et 1 ♀)
5	32 ♀	2 (1 ♂ et 1 ♀)
N	2^N toutes ♀	2 (1 ♂ et 1 ♀)

À la 10e génération, la femelle fondatrice parthénogénétique aura 1 028 descendants, la femelle à reproduction biparentale en aura 2.

Comment la méiose est-elle escamotée et comment la diploïdie est-elle rétablie ? Les modalités sont nombreuses et doivent être détaillées :

- doublement des chromosomes dans le méiocyte (4n), crossing-over entre copies, pas de brassage génétique ;
- suppression de la première division par non émission du premier globule polaire :
  - avec crossing-over : séparation des chromosomes à la 2e division, il y a brassage génétique ;
  - sans crossing-over : comme précédemment mais pas de brassage génétique ;
- suppression de la seconde division : le second globule polaire n'est pas émis, il y a brassage génétique ;
- méiose normale puis fusion des deux premiers blastomères, il y a brassage génétique.

La reproduction sexuée uniparentale permet donc, dans certaines conditions, de maintenir un brassage génétique, mais, à part les mutations, elle ne permet pas d'apport génétique nouveau.

La parthénogenèse est un mode de reproduction très ancien, mais les espèces qui la pratiquent exclusivement ne perdurent pas ; il est probable que le manque d'apport génétique soit la cause de leur disparition. Toutefois, ce n'est pas une règle : les quelques 1 800 espèces de rotifères bdelloïdes sont toutes parthénogénétiques depuis 80 à 100 millions d'années ou les glomales, champignons zygomycètes qui ne produisent que des spores uniparentales existent depuis 400 millions d'années.

Certaines espèces tirent avantage des modes de reproduction sexuée : par exemple les pucerons. Au printemps, les individus fondateurs issus d'un œuf biparental se reproduisent parthénogénétiquement, ils exploitent le milieu au maximum par une explosion démographique, puis à la fin de l'été, lorsque les conditions sont moins favorables, ils reviennent à une reproduction biparentale et pondent des œufs qui permettront de passer la mauvaise saison.

8.3.4 Conclusion

La multiplication végétative se fait à partir de cellules restées totipotentes qui, par mitose et différenciation, donnent un nouvel organisme. Il n'y a, en général, pas d'embryogenèse. Dans ce mode de développement, les divisions cellulaires successives construisent un clone à partir des cellules du « parent ». Ce nouvel organisme est génétiquement semblable à son parent, il y a reproduction conforme. Seules des mutations, des translocations ou des recombinaisons mitotiques peuvent apporter des innovations génétiques.

La reproduction sexuée est plus complexe, elle se déroule à partir des cellules particulières : les cellules-mères des tétraspores chez les végétaux ou la lignée germinale chez les animaux. La méiose consiste en deux divisions particulières qui permettent de faire passer une cellule diploïde à l'état haploïde. Ces cellules sont à l'origine de gamètes de sexe différent qui se réunissent lors de la fécondation et reconstituent un zygote diploïde. Ce zygote est génétiquement original car il contient deux lots de chromosomes provenant de deux parents différents ; de plus lors de la gamétogenèse les chromosomes de chaque parent ont été remaniés par des échanges de fragments homologues. Ces remaniements sont à l'origine de recombinaisons responsables de l'originalité génétique des gamètes puis du zygote. S'ajoutent à ces recombinaisons les mutations ou transpositions. À côté de ces processus assurant la diversité des gamètes, existent des mécanismes favorisant ou imposant une fécondation croisée. Chez les animaux hermaphrodites, l'autofécondation est très rare. Chez les angiospermes, à majorité hermaphrodites ou monoïques il en est de même : des processus d'auto-incompatibilité empêchent la germination d'un pollen sur un pistil du même pied.

De ces deux modalités quelle est celle qui apporte le plus d'opportunités d'innovations génétiques ? Classiquement, il est admis que c'est la reproduction sexuée mais soulignons que toutes les innovations ne sont pas forcément favorables. Les cellules impliquées dans la gamétogenèse sont directement capables de transmettre une innovation à la descendance ; les générations sexuées sont lentes. Si une innovation survient dans une cellule impliquée dans la multiplication végétative, tous les individus issus de ce clone en bénéficient et ce rapidement car leur génération est rapide.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

La reproduction sexuée uniparentale (parthénogenèse) est le développement d'un gamète femelle sans fécondation. L'apport génétique du gamète mâle fait défaut, ce qui est en défaveur de l'innovation. La suppression des mâles donne aux espèces parthénogénétiques le moyen de proliférer rapidement (potentiel génétique de 100 %) et de répandre d'éventuels gènes maternels favorables. En revanche, la faible plasticité génétique ne permet pas forcément de faire face à de nouvelles contingences du milieu.
Quelles que soient les modalités de reproduction envisagées, la plupart des innovations par mutation ou transposition sont catastrophiques. La recombinaison présente l'avantage de déplacer des allèles déjà « triés » puisqu'ils sont présents dans des cellules viables.

RÉVISER

L'essentiel

La reproduction sexuée est un processus long et complexe qui comporte deux processus cellulaires complémentaires, méiose et fécondation. Elle met en place dans des gamètes haploïdes un lot de chromosomes issus du génome des 2 parents. Par un brassage intra- et interchromosomique, les gamètes héritent d'un assortiment original d'allèles parentaux. Ces mécanismes de recombinaison génétique sont à l'origine de variations permettant au futur zygote de faire face à la pression sélective du milieu. Les croisements au hasard préservent l'hétérozygotie et la diversité des allèles alors que les croisements consanguins favorisent l'homozygotie. Il existe chez de nombreuses angiospermes des processus d'auto-incompatibilité qui imposent une fécondation croisée, favorisant l'hétérozygotie. Les recombinaisons, les mutations et la transposition sont de bons moyens de perpétuer la diversité génétique . Ils peuvent s'appliquer aux cellules engagées dans la gamétogenèse, mais aussi aux cellules somatiques. Par conséquent, la multiplication végétative qui se fait à partir de cellules somatiques restées indifférenciées bénéficie d'une certaine innovation génétique. La parthénogenèse, reproduction sexuée uniparentale, réunit les avantages de la multiplication végétative et de la reproduction sexuée biparentale. Ses modalités sont diverses mais l'apport génétique extérieur, à part les mutations, y fait défaut. Les espèces qui alternent reproduction sexuée uni- et biparentales tirent profit des 2 systèmes (tableau de synthèse).

Attention

- Évitez la confusion entre mitose (ouvrage de 1re année) et méiose. Remarquez bien que lors de la première division méiotique, le chromosome métaphasique comporte deux kinétochores accolés qui fonctionnent comme un seul ; il n'y a pas de séparation des chromatides lors de la première division méiotique.
- Ne confondez pas nombre de chromatides et nombre de chromosomes.
- Ne confondez pas multiplication végétative (= reproduction conforme) et reproduction sexuée (= reproduction non conforme) et ne pas classer la parthénogenèse (= reproduction sexuée uniparentale) dans la reproduction asexuée (ce qui au sens propre ne veut rien dire).
- Trisomie et triploïdie n'ont pas le même sens.

Mots-clés

- allèle
- allogamie
- allopolyploïde
- asque
- autogamie
- auto-incompatibilité gamétophytique
- auto-incompatibilité sporophytique
- autopolyploïde
- bivalent
- brassage
- centimorgan
- chiasma
- complexe synaptonémal
- crossing-over
- délétion
- diacinèse
- dioécie
- diploïde
- diplotène
- duplication
- élément transposable
- fécondation
- gènes sauteurs
- génotype
- haploïde
- Hardy-Weinberg
- hérédité
- hermaphrodisme
- hétérozygotie
- interchromosomique
- intrachromosomique
- inversion
- leptotène • locus
- méiocyte
- méiose
- monoécie
- monosomie
- multiplication végétative
- mutations
- mutations chromosomiques

RÉVISER

TABLEAU DE SYNTHÈSE COMPARAISON DES CARACTÉRISTIQUES DE LA SEXUALITÉ ET DE LA CLONALITÉ.

	CARACTÉRISTIQUES GÉNÉTIQUES	CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES
SEXUALITÉ méiose et fécondation	• création de nouvelles associations génétiques (recombinaisons et fécondation (1) • polymorphisme favorisé (1) • maintien du caryotype de l'espèce (2) • restauration de l'information d'origine par la recombinaison homologue (2) • possibilité de réparation (2) • élimination de mutations nocives (2)	• production d'individus nouveaux génétiquement • accélération de l'installation de combinaisons alléliques favorables • mise en place de formes juvéniles fragiles • processus coûteux en énergie • « coût » énergétique des mâles
CLONALITÉ	• maintien du patrimoine génétique (aux exceptions suivantes près) (2) • mutations accumulées dans le clone (non éliminées) (1) • recombinaisons mitotiques (1)	• mise en place de clones • constitution possible de colonies • possibilité de colonisation rapide des milieux • processus moins coûteux que le précédent • maintien de variétés à caractères intéressants • risque de disparition d'une population lors d'une attaque par un pathogène

1. Variabilité 2. Stabilité

Mots-clés (suite)

- mutations géniques
- nodule de recombinaison
- nullisomie
- pachytène
- parthénogenèse
- phénotype
- protandrie
- protogynie
- race pure
- recombinaison
- recombinaison spécifique de site
- réduction chromatique
- reproduction biparentale
- reproduction uniparentale
- rétrotransposon
- translocation
- transposon
- trisomie
- unité cartographique
- variation antigénique
- zygote
- zygotène

S'ENTRAÎNER

Vrai/faux

	Vrai	Faux
1. Lors la multiplication sexuée uniparentale, il n'y a jamais recombinaison.	❑	❑
2. Dans le syndrome de Turner il y a nullisomie X.	❑	❑
3. Dans le syndrome de Turner il y a trisomie X.	❑	❑
4. Dans le syndrome de Turner il y a monosomie X.	❑	❑
5. Les crossing-over mitotiques ont lieu lors du stade pachytène.	❑	❑
6. Les crossing-over mitotiques ont lieu lors du stade zygotène.	❑	❑
7. Les transposons sont très nombreux dans les cellules humaines.	❑	❑
8. Les rétrotransposons sont des organites qui permettent de voir ce qui est à l'arrière des chromosomes.	❑	❑
9. Chez l'Homme, le génotype 2aXYY donne un phénotype normal.	❑	❑
10. Tous les chromosomes s'apparient avec leur homologue au stade diacinèse.	❑	❑

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

11. À la métaphase de seconde division de la méiose, les microtubules kinétochoriens sont disposés en sens inverse. ❑ ❑

12. Il n'y a pas de différence entre une chromatide et un chromosome. ❑ ❑

13. Un centimorgan est la même chose qu'une unité cartographique. ❑ ❑

Exploitation des connaissances

1. Par quels moyens la multiplication végétative peut-elle apporter une originalité génétique ?
2. Quelles sont les similitudes et les différences entre la reproduction sexuée biparentale et la reproduction sexuée uniparentale ?
3. En quoi consiste le brassage interchromosomique ? Et en quoi cela participe-t-il au brassage génétique ? Prenez un exemple où 2n = 6 et représentez toutes les combinaisons possibles.
4. Quelles sont les anomalies génétiques viables portant sur le nombre de chromosomes chez l'homme ? Quelles sont les erreurs de la méiose qui en rendent compte ?
5. Pourquoi la nullisomie X chez l'homme est-elle létale ?

Questions de synthèse

Comparez mitose et méiose.
Les chromosomes.
Paroi végétale et fécondation chez les angiospermes.

Analyse de documents

Figures de mitose et de méiose : (figure 8.22)
Les figures 8.22a, b, c, d ont été prises lors de la spermatogenèse chez un insecte. Les chromosome sont désignés par L = longs, M = moyen, et S = court.
1. Étude de la figure 8.22a : dessinez et annotez le chromosome L3, quelle phase représente cette figure ? Justifiez votre réponse.
2. Étude de la figure 8.22b : à quelle phase ce document correspond-il ? Justifiez votre réponse. Les flèches indiquent la position des centromères.
3. Étude des figures 8.22c et d : identifiez la phase correspondant à la figure 8.22c, justifiez votre réponse.
Faites une interprétation théorique en prenant 2n = 6.
Comment situez-vous la figure 8.22d qui représente ce que l'on observe dans deux cellules-filles.

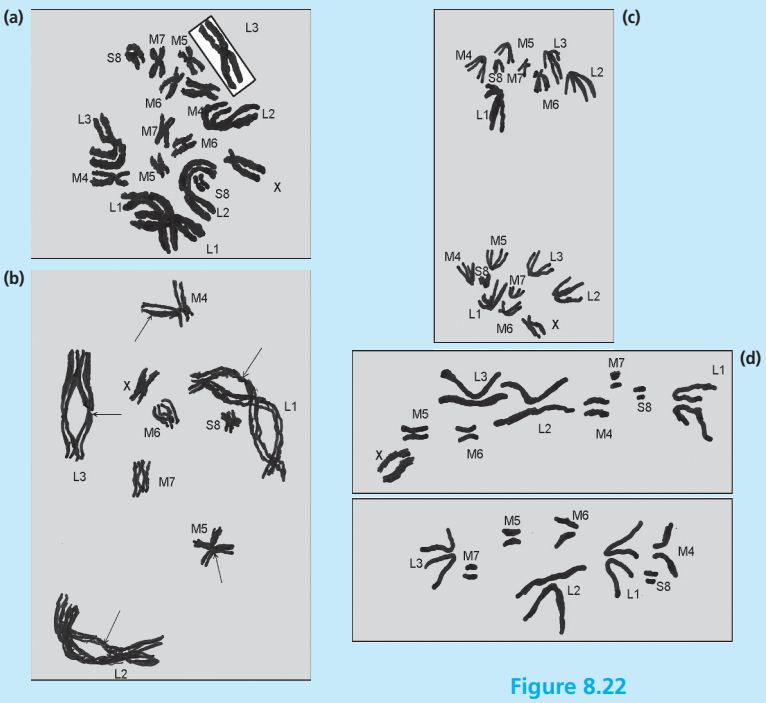


Figure 8.22

Diversité des types trophiques des micro-organismes

CHAPITRE 9

Plan

9.1 Existence de divers types trophiques au sein des écosystèmes
9.2 Diversité des sources d'énergie et d'électrons
9.3 Diversité des sources alimentaires carbonée et azotée, auto- et hétérotrophie à ces éléments
9.4 Participation des micro-organismes à deux grands cycles biogéochimiques

Introduction

À l'échelle de la cellule, la **nutrition** regroupe les processus biochimiques impliqués dans le prélèvement de matière (ou absorption), qu'elle soit organique ou minérale, puis son assimilation c'est-à-dire sa conversion en matières organiques propres à l'espèce cellulaire considérée. Ceci nécessite le recours à une source d'énergie (l'anabolisme est un processus endergonique) et à une source d'électrons dans nombre de cas (les molécules organiques du vivant comportent majoritairement des formes réduites du carbone et de l'azote).

Les **types trophiques** (du grec *trophê* = nourriture) désignent les grandes voies métaboliques réalisées par les cellules. Nous avons vu dans l'ouvrage de Biologie 1re année (chapitres 5, 6 et 7) que les cellules chlorophylliennes réalisent la photosynthèse à savoir l'anabolisme de molécules simples (des oses) grâce à des ressources minérales de matière (le dioxyde de carbone et l'eau) et d'énergie (l'énergie lumineuse). Se greffe à cet anabolisme la synthèse d'acides aminés via la réduction de la source minérale d'azote, les nitrates. Cela confère à ces cellules une autotrophie vis-à-vis des éléments C et N (et des autres éléments majeurs que sont S et P). Mais l'anabolisme des autres molécules simples (les acides gras par exemple) et des macromolécules (protéines, acides nucléiques, polyosides…) qui se déroule en dehors des chloroplastes requiert des sources de matière et d'énergie chimique. Ces dernières sont obtenues lors de la respiration aérobie par catabolisme d'une fraction des oses produits lors de la photosynthèse. Cette voie respiratoire est la principale voie métabolique des cellules eucaryotes dépourvues de pigments chlorophylliens (cellules végétales non chlorophylliennes, cellules animales et cellules des eumycètes) qui synthétisent leur propre matière organique à partir des molécules organiques absorbées dans ce cas ; ici, les substrats organiques sont à la fois sources de matière et d'énergie. Enfin, certaines cellules réalisent un catabolisme fermentaire en place de la respiration. Ainsi, c'est la diversité de l'équipement moléculaire des cellules qui détermine la variété des grandes voies métaboliques.

Cette diversité des types trophiques va être complétée par leur analyse chez les **micro-organismes**. Ce terme regroupe tous les organismes extrêmement divers dont la taille nécessite pour leur étude un instrument d'optique (loupe ou microscope).

- Quels sont les divers types trophiques rencontrés chez les micro-organismes ?

En nous basant sur les grands thèmes dégagés dans l'analyse du métabolisme (chapitres 5, 6 et 7, ouvrage de 1re année), nous pouvons préciser cette question :

- Quelle est la nature de l'énergie primaire utilisée ?
- Quelle est la nature de la source d'électrons ?
- Quelle est la nature de la source de carbone ?
- Quelle est l'importance écologique de la diversité de ces types trophiques ?

Après avoir présenté la diversité des types trophiques dans quelques écosystèmes (§ 9.1), nous montrerons la diversité des sources énergétiques (§ 9.2) puis des sources de carbone et d'azote impliquées dans les synthèses (§ 9.3). L'importance des réactions d'oxydoréduction sera soulignée. Enfin, nous terminerons en montrant l'intervention des micro-organismes dans deux grands cycles biogéochimiques, celui du carbone et celui de l'azote (§ 9.4).

9.1 EXISTENCE DE DIVERS TYPES TROPHIQUES AU SEIN DES ÉCOSYSTÈMES

9.1.1 Interdépendance trophique des êtres vivants : les réseaux trophiques

Les figures 9.1a, b, c et d schématisent quatre **réseaux trophiques**. Ce mode de réprésentation fait apparaître des relations de mangeur à mangé. Ainsi, au sein de tous les **écosystèmes** (encart 9.1), les êtres vivants sont associés dans une relation interspécifique gouvernée par la nutrition. Cette fonction est essentielle pour la vie de l'organisme qui trouve dans les aliments une source de matière et souvent une source d'énergie. Tous ces réseaux comportent :

- des **producteurs primaires**, organismes à l'origine du réseau, qui produisent la première matière organique à partir de substances minérales puisées dans l'environnement ; ils constituent la voie d'entrée de l'énergie dans l'écosystème ;
- des **consommateurs**, classés selon leur rang d'intervention, qui utilisent la matière organique (notons que les producteurs primaires utilisent également la matière organique qu'ils élaborent) ;
- des **décomposeurs** qui dégradent la matière organique morte notamment en l'oxydant et qui jouent un rôle essentiel dans le recyclage de la matière. Nous y reviendrons au § 9.4.

ENCART 9.1

Les écosystèmes

La répartition des êtres vivants à la surface de la planète n'est pas quelconque. Il est possible de définir des associations ou communautés d'êtres vivants (micro-organismes, végétaux, animaux) peuplant un milieu donné. Chaque communauté est nommée biocœnose. En son sein, les divers organismes entretiennent des relations complexes, intraspécifiques, interspécifiques, dont celle de « mangeur à mangé ». Ces organismes sont aussi en étroite relation avec le monde minéral, physico-chimique qui les entoure, à savoir leur biotope. Un écosystème est défini par la relation suivante :

écosystème = biocœnose + biotope (Tansley, 1935)

Un étang, une pelouse, une zone côtière, une hêtraie–sapinière, une garrigue sont autant d'exemples d'écosystèmes.

Chaque écosystème présente une organisation fonctionnelle résumée par un réseau trophique construit autour de trois communautés associées par une relation univoque :

producteurs primaires → consommateurs → décomposeurs

9.1.2 Omniprésence des micro-organismes au sein des réseaux trophiques

Les **micro-organismes** ont été distingués dans la figure 9.1. On parle encore de microbes. Le seul critère de taille amène à regrouper sous ce vocable des êtres très divers, à savoir :

- l'ensemble des procaryotes ;
- les organismes eucaryotes unicellulaires d'affinité animale (Paramécie) ou végétale (Chlamydomonas), les mycètes unicellulaires (levures…) ;
- des Eucaryotes pluricellulaires de petite taille : larves, mycéliums primaires (TP7)… ;
- les virus, particules subvivantes mais organisées.

Ils occupent une place essentielle dans les écosystèmes. En tant que producteurs, ils sont par leur photosynthèse (figure 9.1a) ou leur chimiosynthèse (figure 9.1c) la source primaire de matière organique dans le réseau. Ils occupent également divers rangs de consommateurs. N'oublions pas les pathogènes (bactéries et virus, non représentés dans la figure 9.1) qui parasitent divers animaux et végétaux. Enfin, comme nous le verrons par la suite, ce sont les agents décomposeurs essentiels. Cette pluralité est rattachée à la diversité et à l'adaptabilité ou la « flexibilité » de leur métabolisme.

Les autres organismes sont en général cantonnés à une place précise, producteurs pour les végétaux chlorophylliens et consommateurs pour les animaux.

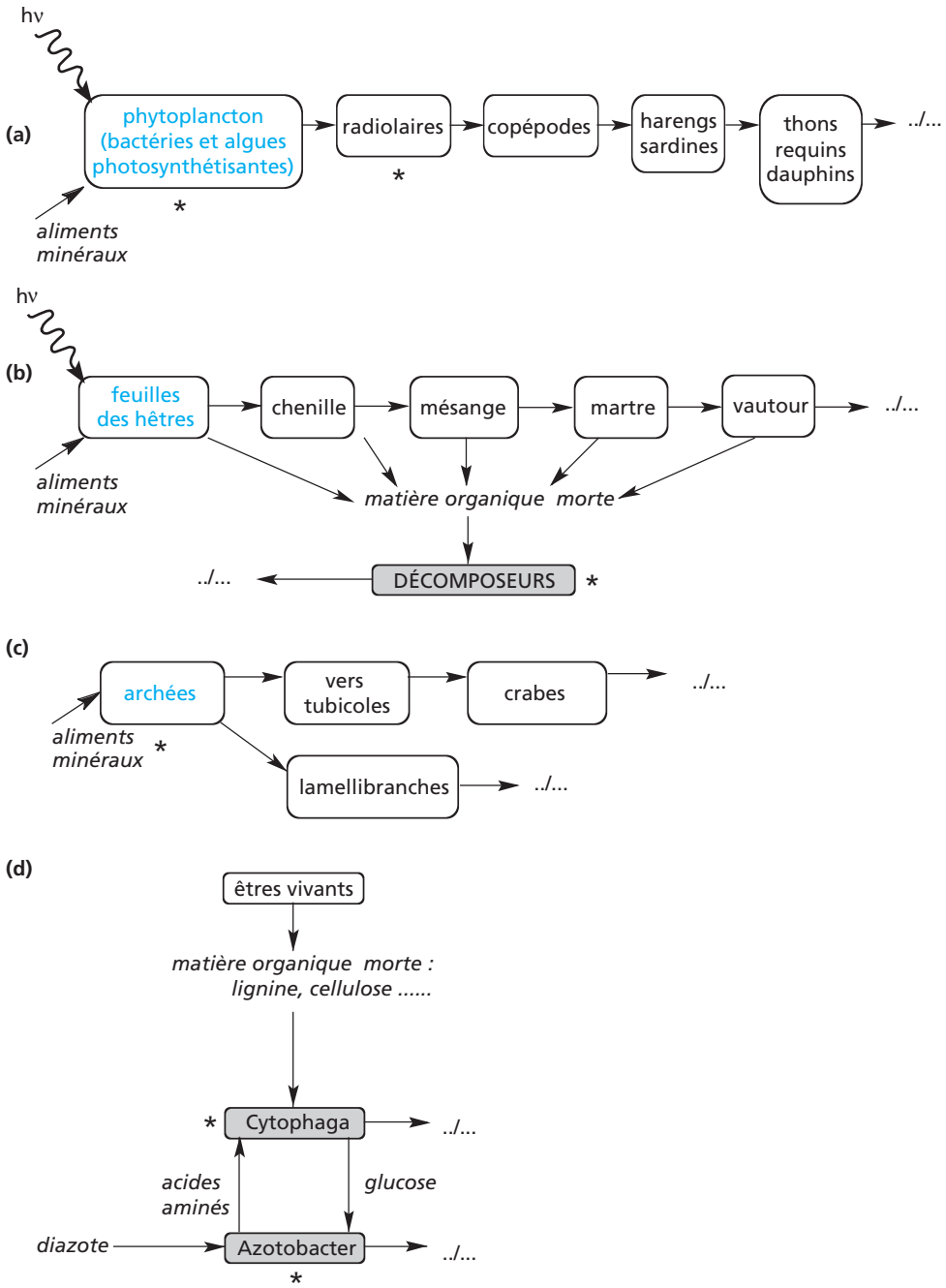


Figure 9.1 Place des micro-organismes au sein des divers réseaux trophiques.

(a) réseau océanique ; **(b)** hêtraie sapinière ; **(c)** « fumeur noir »; **(d)** sol.
La représentation des réseaux est partielle. Les décomposeurs ne sont signalés que pour **(b)** et **(d)**. Producteurs primaires en bleu, consommateurs en noir, décomposeurs sur fond gris, aliments en italique, * = micro-organismes.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

9.1.3 Diversité des approvisionnements

a) Diversité des sources d'énergie

Les micro-organismes planctoniques chlorophylliens des eaux océaniques tirent leur énergie de la lumière. Ils sont **phototrophes**. Au contraire l'écosystème des « oasis des grands fonds » existe grâce aux archées qui par leur chimiosynthèse sont les producteurs primaires. Ce sont donc des micro-organismes **chimiotrophes**.

b) Diversité des sources de carbone et d'azote

Les micro-organismes cités au paragraphe précédent sont en général **autotrophes pour le carbone**. Leur source de carbone est le dioxyde de carbone dissous dans l'eau. Diverses bactéries d'un sol sont au contraire **hétérotrophes pour le carbone** ; c'est aussi le cas de l'ensemble des pathogènes.

Dans le réseau de la figure 9.1d, *Azotobacter* est une bactérie **diazotrophe**. Elle utilise une source d'azote minéral, le diazote atmosphérique présent dans l'air du sol. Cette bactérie synthétise des acides aminés qu'elle peut libérer dans le sol à sa mort. Ils constituent alors une source d'azote organique pour la bactérie cellulolytique *Cytophaga,* hétérotrophe pour l'azote.

Cette diversité sera complétée par l'analyse des sources d'électrons, à l'origine des réductions de l'anabolisme.

Nous commencerons par détailler les propriétés du métabolisme des micro-organismes avant de les resituer dans deux grands cycles biogéochimiques.

9.2 DIVERSITÉ DES SOURCES D'ÉNERGIE ET D'ÉLECTRONS

Pour l'ensemble de ce chapitre, il est important de se reporter aux chapitres 5, 6 et 7 de *Biologie 1re année*. Nous ferons appel aux notions de **nombre d'oxydations** et de **potentiel redox**. Le tableau 9.1 consigne la valeur du potentiel redox standard de divers couples cités dans ce qui suit.

TABLEAU 9.1 DIVERS COUPLES REDOX STANDARD.

Couple redox	$E^{\circ\prime}$ V
H_2/H^+	– 0,4
$NAD(P)H,H^+/NAD(P)^+$	– 0,32
H_2S/S	– 0,27
lactate/pyruvate	– 0,19
$FADH_2/FAD$	– 0,18
Ubiquinone H_2/Ubiquinone	0,1
NH_4^+/NO_2^-	0,34
NO_2^-/NO_3^-	0,42
Fe^{2+}/Fe^{3+}	0,77
H_2O/O_2	0,81

9.2.1 Micro-organismes phototrophes

Diverses bactéries utilisent la lumière comme source d'énergie primaire. Elles sont phototrophes et appartiennent à de nombreux groupes : bactéries vertes, bactéries pourpres, cyanobactéries. Ces dernières diffèrent de toutes les autres par leur photosynthèse.

a) Micro-organismes photolithotrophes, réalisant une photosynthèse oxygénique (les cyanobactéries)

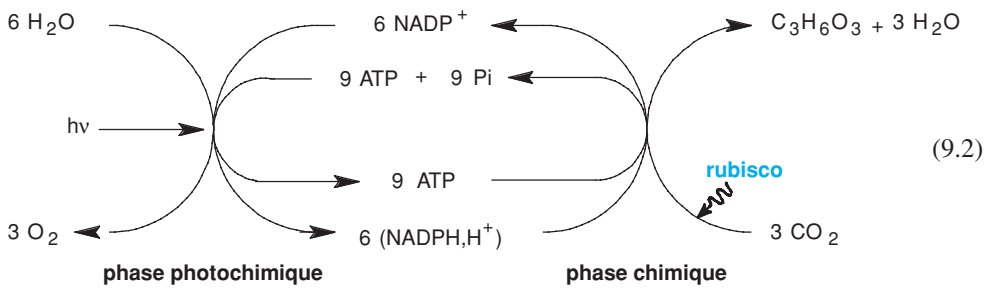
➤ Réaction globale de la photosynthèse

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 6

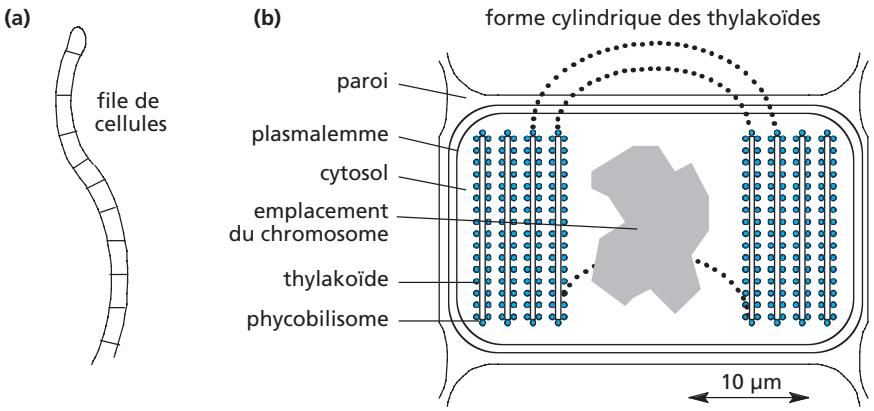
Les oscillaires sont des **cyanobactéries** très fréquentes dans les mares. Elles constituent des filaments qui flottent dans l'eau douce (figure 9.2a). Chaque cellule réalise une photosynthèse fort proche de celle des cellules chlorophylliennes eucaryotes que l'on peut résumer par la réaction (9.1) :

$$3\,CO_2 + 6\,H_2O \xrightarrow{nh\nu} \underset{\text{triose}}{C_3H_6O_3} + 3\,O_2 + 3\,H_2O \qquad \Delta G^{\circ\prime} = +1\,440\ kJ.mol^{-1} \qquad (9.1)$$

Il s'agit d'une **photosynthèse oxygénique** comportant une phase photochimique et une phase chimique réaction (9.2) :



(9.2)



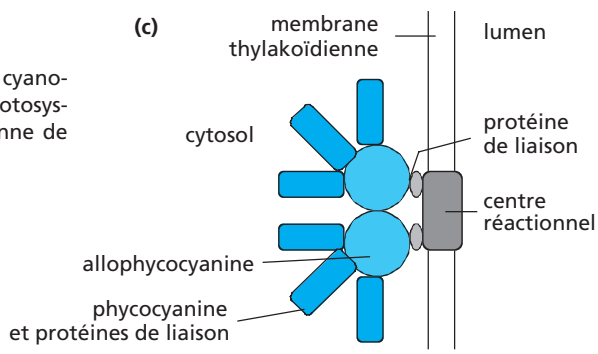


Figure 9.2 Les oscillaires.
(a) filament d'oscillaire, **(b)** cellule cyanobactérienne du filament, **(c)** photosystème : centre réactionnel et antenne de phycobilines (phycobilisome).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ Phase photochimique oxygénique

La phase photochimique consiste en une oxydoréduction dans laquelle les électrons sont transférés d'un couple ($H_2O/0_2$)à potentiel redox élevé (E°' = + 0,81 V) à un couple (NADPH,H^+/$NADP^+$) à potentiel plus bas (E°' = – 0,32 V). Cette réaction, endergonique est rendue possible par l'énergie lumineuse captée par les pigments photosynthétiques (**phototrophie**). Le **donneur d'électrons**, c'est-à-dire le composé initialement oxydé, est minéral ; c'est l'eau (**photolithotrophie**). Le dioxygène qui en résulte explique le qualificatif oxygénique donné à cette photosynthèse. Les pigments responsables de la capture de l'énergie lumineuse sont présentés dans le tableau 9.2. Le centre réactionnel est constitué, comme chez les Eucaryotes, par de la chlorophylle a. L'antenne comporte des pigments particuliers (également trouvés chez les rhodobiontes) de nature protéique. Il s'agit de phycobilines (phycoérythrine et phycocyanine) qui permettent d'absorber les radiations vertes. Les pigments photosynthétiques sont supportés par des membranes thylakoïdiennes (figure 9.2b et c). L'absence d'endomembranes chez les rrocaryotes n'est donc pas un caractère absolu.

Voir TP6, § TP6.3

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 1, § 1.6.1

Tableau 9.2 Caractéristiques structurales et fonctionnelles de photosynthèses bactériennes.

Diverses caractéristiques	Cyanobactéries	Bactéries vertes et pourpres	Phases de la photosynthèse
Donneur d'électrons	H_2O	Minéral, H_2, H_2S, H_2 ou organique	Phase photochimique
Nature de la photosynthèse	Oxygénique	Anoxygénique	
Centre réactionnel	Chlorophylle a	Bactériochlorophylle a	
Pigments accessoires	Phycobilines Caroténoïdes	Bactériochlorophylles a, b, c, d, e	
Photosystèmes	PS I, PS II	Un seul	
Localisation des pigments	Membranes des thylakoïdes	Membrane plasmique ou chlorosomes*	
Source de carbone	CO_2	CO_2 ou composé organique	Phase chimique
Synthèse de composés organiques	Cycle de Calvin (rubisco)	Cycle de Calvin (rubisco) ou autre voie	

* Chlorosome : vésicule à membrane non lipidique contenant des pigments chlorophylliens. Elle est accolée au plasmalemme qui supporte le centre réactionnel.

L'architecture moléculaire de la membrane thylakoïdienne (figure 9.3) est identique à celle décrite pour les eucaryotes chlorophylliens. Le transfert des électrons (selon un décours en « Z ») s'accompagne de la mise en place d'une différence de potentiel électrochimique de protons ($\Delta\mu H^+$) par couplage chimioosmotique. De l'ATP est synthétisé au niveau d'une ATP synthase lors d'un couplage osmochimique (photophosphorylations).

➤ Phase chimique

Les cyanobactéries utilisent comme source carbonée le dioxyde de carbone qu'elles réduisent dans un cycle de Calvin-Benson avec, en particulier, participation d'une rubisco. Elles sont donc autotrophes au carbone, comme à beaucoup d'autres éléments dont l'azote.

Ces bactéries effectuent une photosynthèse analogue à celle des eucaryotes. Cependant, il existe un autre type de photosynthèse, anoxygénique, spécifiquement réalisée par d'autres groupes de bactéries.

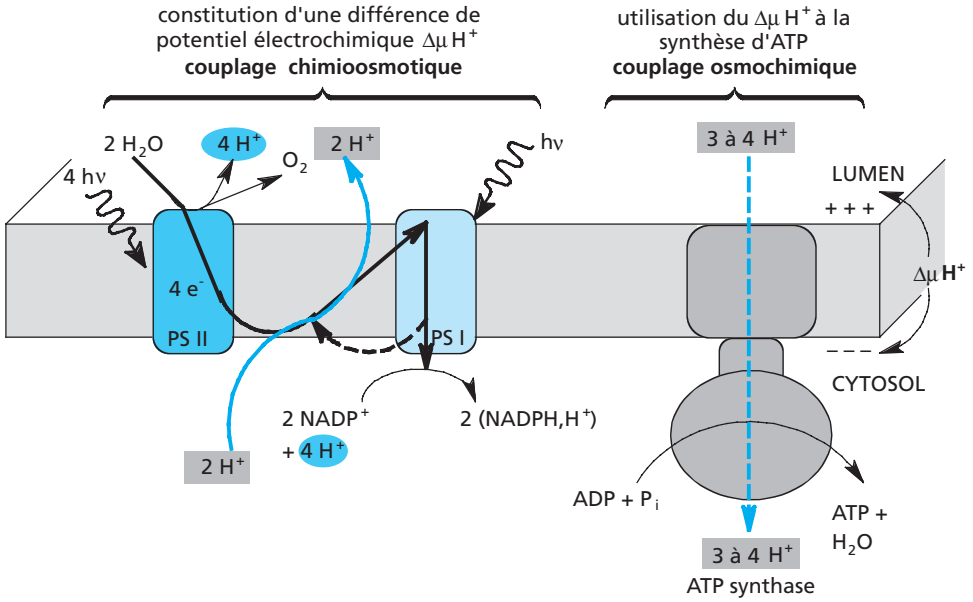


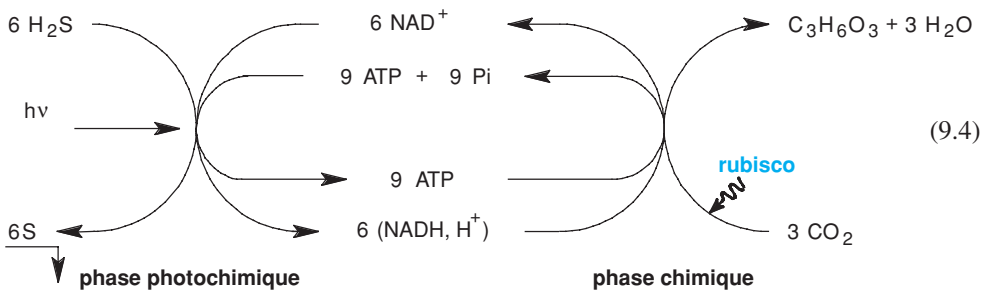
Figure 9.3 Chaîne photosynthétique des cyanobactéries.

En trait noir gras le transfert acyclique des électrons ; en noir pointillé gras, le transfert cyclique ; trait bleu plein, translocation de protons par transport actif ; trait bleu pointillé diffusion de protons ; en gris, protons transportés et en bleu, protons réactionnels.

b) Micro-organismes phototrophes, réalisant une photosynthèse bactérienne anoxygénique (bactéries pourpres et vertes)

Certaines bactéries pourpres, dites sulfureuses, effectuent une photosynthèse que l'on peut résumer par la réaction (9.3) décomposée en deux grandes phases réaction (9.4) :

$$3\ CO_2 + 6\ H_2S \longrightarrow C_3H_6O_3 + 6S + 3\ H_2O \qquad \Delta G^{\circ\prime} = +\ 1\ 440\ kJ.mol^{-1} \qquad (9.3)$$



(9.4)

Il s'agit d'une photosynthèse sans formation de dioxygène. À sa place, du soufre se dépose. On parle de **photosynthèse anoxygénique**. Les pigments impliqués diffèrent des précédents. En particulier, de la bactériochlorophylle a, différente de la chlorophylle a, constitue le centre réactionnel. Ces pigments sont supportés par le plasmalemme bactérien. (tableau 9.2).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

On peut schématiser les processus photochimiques en distinguant deux trajets pour les électrons (figure 9.4) :

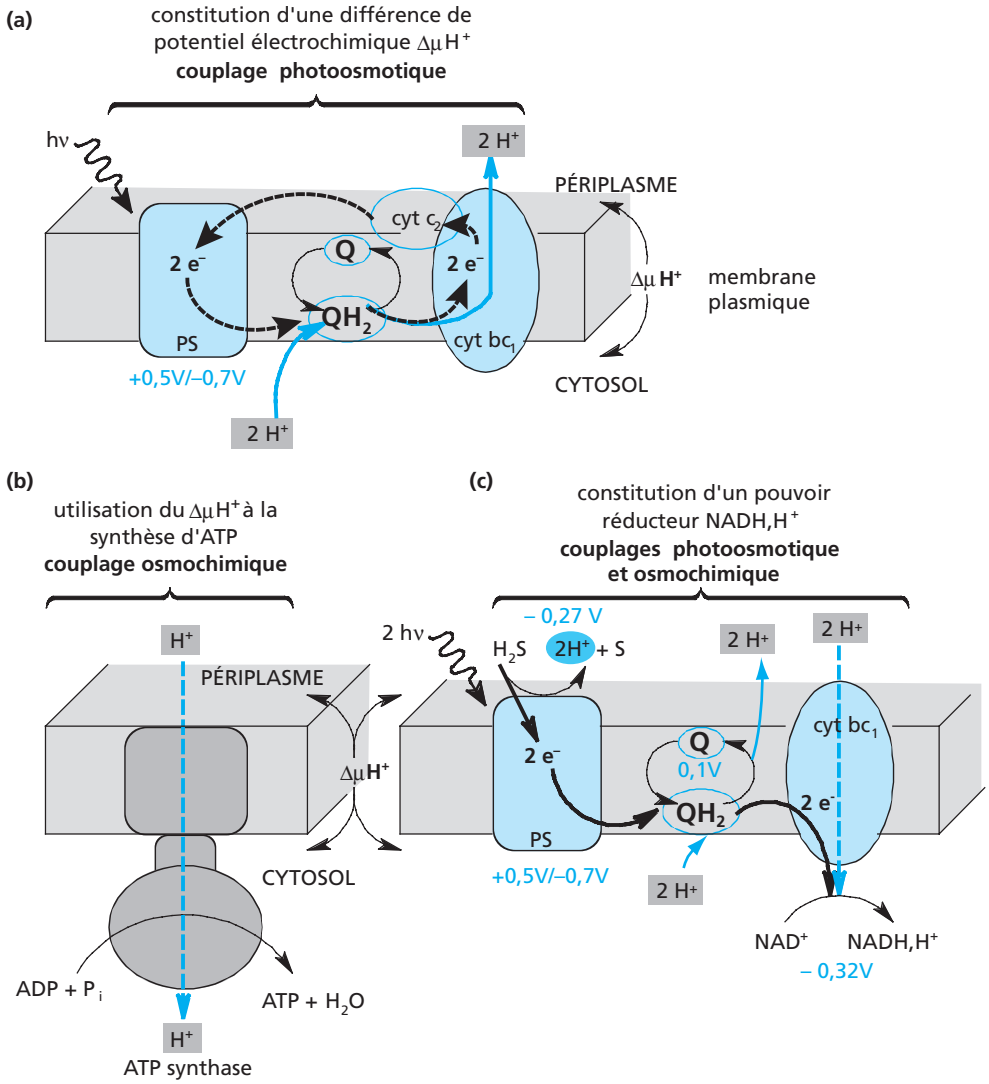


Figure 9.4 Trajets cyclique **(a)** et acyclique **(c)** des électrons dans une chaîne photosynthétique de bactérie pourpre sulfureuse ; synthèse d'ATP **(b)**.

En trait noir gras le transfert acyclique des électrons ; en noir pointillé gras, le transfert cyclique ; en trait bleu plein, la translocation de protons par transport actif ; en trait bleu pointillé, la diffusion de protons ; en gris, les protons transportés et en bleu, les protons réactionnels. Les transporteurs très mobiles sont hachurés en bleu. Deux valeurs de potentiel redox sont données pour PS : une pour l'état non excité (+ 0,5 V) et l'autre pour l'état excité (– 0,7 V).

- **Un trajet cyclique des électrons.** Il est engendré par une longueur d'onde appropriée absorbée par l'unique photosystème. Les électrons perdus par le centre réactionnel (qui devient oxydé), transitent par des transporteurs très mobiles (ubiquinone, cytochrome c) et par des transporteurs enchâssés dans la membrane (complexe de cytochromes bc1). Lors de

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 6, § 6.3.4d

ce trajet, ils passent successivement d'un transporteur d'électrons, à un transporteur d'électrons et de protons (l'ubiquinone) puis à nouveau à un transporteur d'électrons seuls. Cette alternance est à l'origine de la constitution d'un $\Delta\mu H^+$ par couplage photoosmotique. Les protons passent du cytosol dans le périplasme (espace situé entre le plasmalemme et la paroi bactérienne). Cette force protonmotrice est utilisée à la synthèse d'ATP, via une ATP synthase du plasmalemme (photophosphorylation cyclique). Ce trajet cyclique ne nécessite donc pas l'intervention d'un donneur d'électrons pour réduire le donneur initial puisque le photosystème récupère les électrons perdus ;

- **Un trajet acyclique des électrons**. Dans ce cas, des électrons peuvent être mobilisés de la même façon mais sont cédés par le photosystème au NAD^+ qui est réduit. Un pouvoir réducteur est créé sous la forme de $NADH,H^+$ (et non pas de $NADPH,H^+$ comme dans la photosynthèse eucaryote ou cyanobactérienne). Ce trajet acyclique nécessite de l'énergie lumineuse, car les électrons passent du donneur d'électrons, le couple H_2S/S de potentiel redox – 0,27 V au couple $NAD^+/NADH,H^+$ dont le potentiel redox est de – 0,32 V. Lors de ce trajet, les électrons transitent d'abord par l'ubiquinone (tableau 9.1) dont le potentiel redox est de 0,1 V avant d'atteindre le NAD^+. Cette dernière réaction qualifiée de « transport inverse » est endergonique. Elle est couplée à un processus exergonique qui semble être la diffusion de protons du périplamse vers le cytosol. Le caractère acyclique fait intervenir un donneur d'électrons pour réduire la bactériochlorophylle a. Il s'agit du sulfure d'hydrogène H_2S dont le soufre est oxydé en S (no passant de – 2 à 0). Or le couple H_2S/S a un potentiel redox standard de – 0,2 V, inférieur à + 0,5 V potentiel redox standard du couple bactériochlorophylle a^+/bactériochlorophylle a. Cette oxydoréduction est donc spontanée. Il s'agit encore une fois de **photolithotrophie**.

Le bilan de cette phase photochimique est : la constitution d'un pouvoir réducteur, la synthèse d'ATP et la formation de soufre qui se dépose. Ces bactéries photolithotrophes sont également autotrophes au carbone. Elles réduisent le dioxyde de carbone dans un cycle de Calvin-Benson où intervient une rubisco.

Il existe chez les bactéries vertes et pourpres bien d'autres photosynthèses, dans lesquelles, la nature des pigments, leur localisation, les processus énergétiques varient. Il n'est pas question de les exposer ici. Retenons cependant, que dans tous ces cas, le pigment du centre réactionnel est une bactériochlorophylle. De plus, un seul photosystème intervient et il n'est pas réduit par l'oxydation de l'oxygène de l'eau. Le donneur d'électrons peut être minéral, mais aussi organique (succinate oxydé en fumarate). Dans ce cas, le mode trophique est qualifié de **photoorganotrophie**.

Chez certaines archées halophiles, le $\Delta\mu H^+$ est mis en place par l'excitation d'un pigment non chlorophyllien, la bactériorhodopsine. Cette pompe à protons « solaire » expulse des protons dans le périplasme. La force protonmotrice créée est utilisée à diverses fins, notamment à la synthèse d'ATP par une ATP-synthase du plasmalemme.

c) Importance écologique des bactéries photosynthétisantes

Les cyanonactéries ainsi que les eucaryotes chlorophylliens microscopiques sont à l'origine de 90 % de la production primaire annuelle dans les écosystèmes aquatiques, contre 10 % aux autres bactéries photosynthétisantes. Les cyanobactéries absorbent et utilisent pour leur photosynthèse pratiquement la totalité du spectre visible, notamment le vert. Elles sont présentes à la surface des eaux marines et des eaux douces, et sur les sols. Un litre d'eau de mer renferme 10^8 cellules de *Protochlorococcus,* une cyanobactérie, que l'on considère comme l'organisme photosynthétisant essentiel de la biosphère.

On trouve dans les lacs polaires, les sources thermales, des **communautés stratifiées** de micro-organismes. La partie superficielle de l'eau est occupée par les cyanobactéries. Les bactéries vertes et pourpres constituent des strates inférieures sous les cyanobactéries. Leur photosynthèse est possible car, malgré l'écran réalisé par les cyanobactéries, ces micro-organismes peuvent absorber et utiliser, grâce à leur bactériochlorophylle, des radiations de grande

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

longueur d'onde, de 800 à 1 100 nm, que les précédentes ont laissé passer. De plus, elles trouvent dans ces eaux profondes un habitat favorable car très pauvre en dioxygène qui leur est toxique.
Ainsi, la production primaire dans les eaux continentales et marines est presque exclusivement due aux micro-organismes photosynthétisants.

9.2.2 Micro-organismes chimiolithotrophes

a) Une oxydation de l'azote réalisée par des micro-organismes

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 5, encart 5.1

La figure 9.5 résume les travaux de Schloesing et Müntz (1877). En versant une solution d'azote organique sur un sol, ils recueillent des nitrates au bas de la colonne alors que la solution de départ en était dépourvue **(1)**. L'azote a subi, lors de la percolation de la solution dans le sol, une oxydation (no passant de – 3 à + 5. On parle de **nitrification**. Si, au préalable, la colonne de terre est soumise à l'action conjuguée de vapeurs de formol et d'une chaleur élevée, aucune réaction n'est observée **(2)**. En revanche, si on ajoute une part de sol non traité au précédent, le pouvoir oxydant est restitué **(3)**. Ces auteurs ont ainsi démontré que des micro-organismes présents dans le sol (et tués par le traitement au formol et à la chaleur) sont capables d'oxyder l'azote, ce que Pasteur avait déjà suggéré en 1862. Enfin, en 1893, Winogradsky isole les micro-organismes impliqués et montre de plus qu'ils sont capables de réduire le carbone du dioxyde de carbone ; ils sont autotrophes au carbone sans être chlorophylliens !

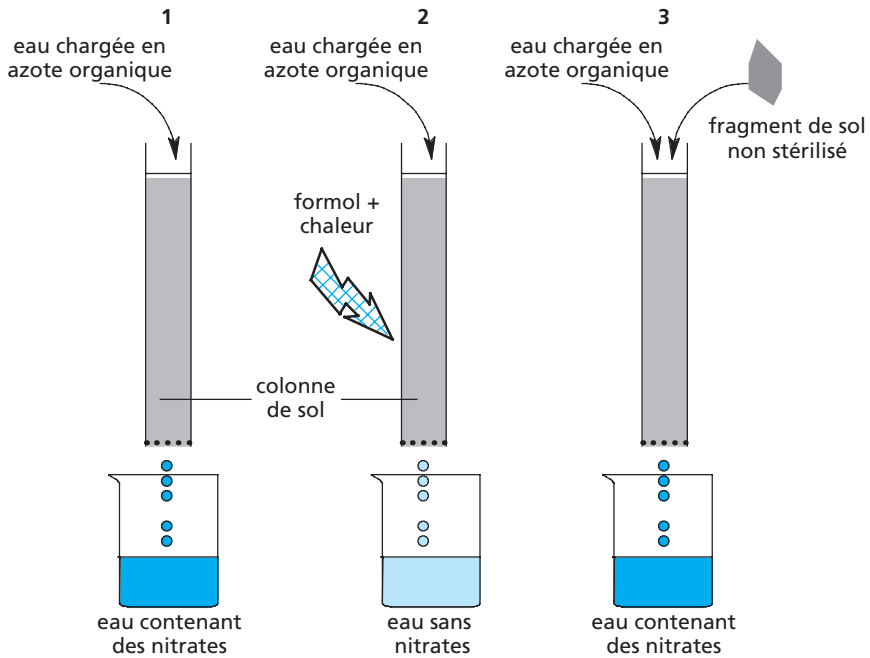


Figure 9.5 Mise en évidence d'une oxydation de l'azote par des micro-organismes.

Quels sont les processus métaboliques responsables de ces propriétés ?

b) Une respiration aérobie à donneur d'électrons minéral à l'origine de la chimiosynthèse

Ces réactions nécessitent du dioxygène. On peut donc écrire une première réaction globale réaction (9.5) :

$$\underset{\textbf{réduit}}{\text{N organique}} + O_2 \longrightarrow \underset{\textbf{oxydé}}{\text{N minéral}} + 2\,H_2O \qquad (9.5)$$

Une étape préalable d'ammonification transforme la fonction amine en ions ammonium (§ 9.3.2a).

L'analyse précise des processus montre que cette oxydation n'est pas directe. Certaines bactéries du sol, comme *Nitrosomonas,* réalisent une première oxydation des ions ammonium en nitrites (**nitrosation**). Le no de l'azote passe de – 3 à + 3, 6 électrons sont perdus et utilisés dans la réduction globale de l'oxygène réaction globale (9.6) résultant d'une oxydation de l'azote (9.6') et d'une réduction de l'oxygène (9.6''). D'autres bactéries du sol, comme *Nitrobacter*, terminent cette oxydation par une **nitratation** (no passant de + 3 à + 5, 2 électrons perdus par l'azote) réaction (9.7).

$$NH_4^+ + 3/2\ O_2 \longrightarrow NO_2^- + H_2O + 2\ H^+ \qquad \Delta G^{0'} = -268\ kJ.mol^{-1} \qquad (9.6)$$

$$NH_4^+ + 2\ H_2O \xrightarrow{ox} NO_2^- + 8H^+ + 6e^- \qquad (9.6')$$

$$3/2\,O_2 + 6H^+ + 6e^- \xrightarrow{red} 3H_2O \qquad (9.6'')$$

$$NO_2^- + 1/2\ O_2 \longrightarrow NO_3^- \qquad \Delta G^{0'} = -73\ kJ.mol^{-1} \qquad (9.7)$$

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 7

La figure 9.6 illustre un modèle moléculaire couplant le transfert des électrons à une translocation de protons. Les électrons passent spontanément du couple NH_4^+/NO_2^- à potentiel redox faible (+ 0,4 V) au couple H_2O/O_2 à potentiel redox élevé (+ 0,81 V). Il s'agit donc d'une véritable chaîne respiratoire supportée par le plasmalemme bactérien réalisant une **respiration aérobie**. Le receveur d'électrons est le dioxygène dont l'oxygène est réduit en eau. À la différence de celle des mitochondries, le donneur n'est pas organique mais minéral : c'est un azote minéral, sous la forme d'ions d'ammonium qui est oxydé en nitrites.

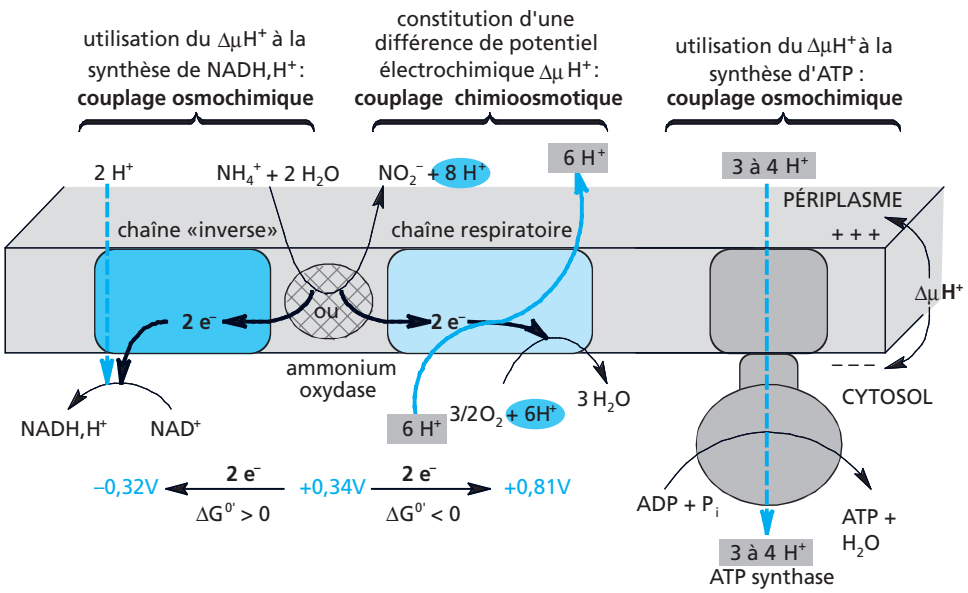


Figure 9.6 Chaîne respiratoire et chaîne « inverse» d'une bactérie chimiolithotrophe.

En trait noir gras, le transfert acyclique des électrons ; en trait bleu plein, la translocation de protons par transport actif ; en trait bleu pointillé, la diffusion de protons ; en gris, les protons transportés et en bleu, les protons réactionnels. Les nombres écrits en bleu indiquent les potentiels redox (–0,32 V pour NADH,H+/NAD+ ; +0,34 V pour NH_4^+/NO_2^- ; +0,81 V pour H_2O/O_2).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Ce transfert électronique est à l'origine d'un $\Delta\mu H^+$ (couplage chimioosmotique). Cette force protonmotrice est utilisée :

- à la synthèse d'ATP au niveau d'une ATP synthase membranaire ;
- à la synthèse d'un pouvoir réducteur. Dans ce cas, les électrons sont transférés d'un couple à potentiel redox fort vers un couple à potentiel plus faible. Cette réaction endergonique est couplée à la dissipation du gradient de protons.

Dans les deux cas, il s'agit d'un couplage osmochimique.

Nous sommes donc en présence d'une voie métabolique dans laquelle l'énergie initiale est celle d'un composé chimique minéral. Ce composé minéral est le donneur d'électrons d'une chaîne respiratoire dans laquelle l'accepteur final est le dioxygène. Cette respiration aérobie à donneur minéral est responsable de **chimiolithotrophie**.

Enfin, l'ATP issu de l'oxydation phosphorylante et le pouvoir réducteur sont utilisés dans un cycle de Calvin-Benson auquel participe une rubisco cytosolique. Ces bactéries sont donc **chimiolithoautotrophes.** La figure 9.7 résume ces processus qualifiés de **chimiosynthèse**.

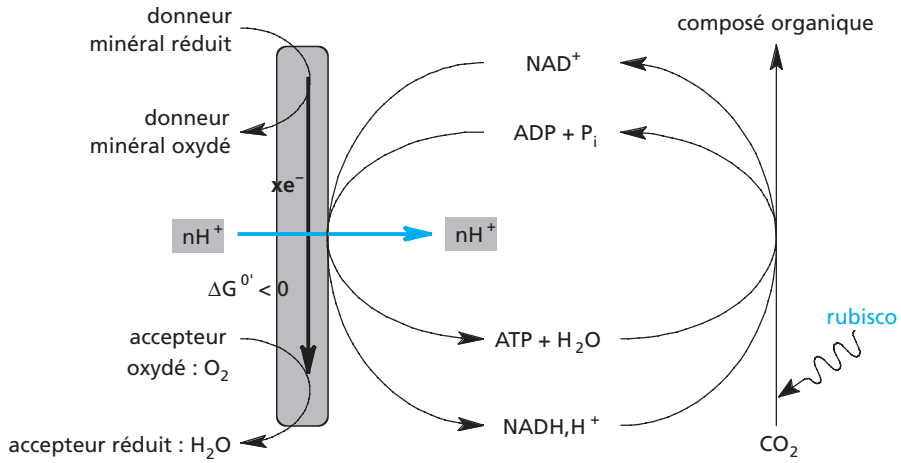


Figure 9.7 Processus de chimiosynthèse.

Le rectangle gris schématise une chaîne respiratoire ; le décours des électrons est exergonique ; l'accepteur final est fréquemment le dioxygène.

c) Diversité des bactéries chimiolithotrophes et importance écologique

La figure 9.8 résume cette diversité. Elle s'exprime par :

- une grande variété de donneurs minéraux. Il peut s'agir de diverses formes du soufre, oxydées par des bactéries sulfureuses non chlorophylliennes (*Beggiatoa, Thiobacillus).* Ces bactéries, très fréquentes, sont responsables de l'attaque acide des édifices calcaires dans les villes. Cette « maladie de la pierre » est causée par l'acide sulfurique produit par l'oxydation du sulfure d'hydrogène issu des combustions liées à l'activité humaine. Ces bactéries sont aussi responsables de la construction des « fumeurs noirs » au niveau des sources hydrothermales des fonds océaniques. Enfin, elles participent à la minéralisation du soufre organique, donc à son recyclage. D'autres bactéries oxydent le fer et peuvent provoquer des processus de corrosion dans les tuyauteries d'installations industrielles. Des bactéries oxydent même l'hydrogène en eau.
- une diversité de l'accepteur final. Une voie métabolique courante est une respiration aérobie. Cependant, dans certains cas, l'accepteur final n'est pas le dioxygène. Il peut s'agir d'ions sulfates, réduits en soufre. Il s'agit alors d'une respiration anérobie (§ 9.2.3c).

Enfin, notons que si les rendements de ces oxydoréductions sont différents, ils sont tous inférieurs à celui d'une respiration mitochondriale (aérobie, à donneur organique). Il suffit de se rapporter au tableau 9.1 pour se rendre compte que les donneurs d'électrons minéraux ont toujours un potentiel redox plus élevé que le NADH,H$^+$. Le saut de potentiel entre le couple donneur et le couple accepteur (H_2O/O_2 : $E'^0 = +0{,}81$ V) est moindre et l'énergie disponible plus faible. La réduction du CO_2 requiert la même quantité d'ATP produite avec un rendement plus faible. Ces micro-organismes sont donc amenés à oxyder une grande quantité de matière minérale pour assurer leur autotrophie au carbone. Ils sont d'excellents minéralisateurs. À titre d'exemple, pour réduire une molécule de CO_2 *Nitrosomonas* oxyde 35 molécules d'ammonium et *Nitrobacter* 100 molécules de NO_2^- environ !

Ces bactéries sont des décomposeurs. Par leur pouvoir d'oxydation de divers éléments (minéralisation), elles assurent le recyclage de ces éléments dans les sols et les eaux douces ou marines. L'exemple qui suit démontre cette importance. L'azote qui entre dans les réseaux trophiques est pour une grande part de l'azote minéral : les végétaux, producteurs primaires, absorbent et assimilent essentiellement l'azote des nitrates présent en faible quantité dans le milieu. À leur mort, tous les êtres vivants restituent au milieu cet azote sous forme organique, environ cent fois plus abondant que l'azote nitrique. L'intensité du recyclage, c'est-à-dire de l'oxydation de cet azote organique en azote minéral, est un facteur essentiel de la productivité de l'écosystème. Nous reviendrons sur cet aspect dans le § 9.4.

Enfin, on pense que dans l'histoire de la vie, ces bactéries ont largement contribué à la transformation de milieux à l'origine réducteurs en milieux actuels oxydés comportant nitrates, sulfates…

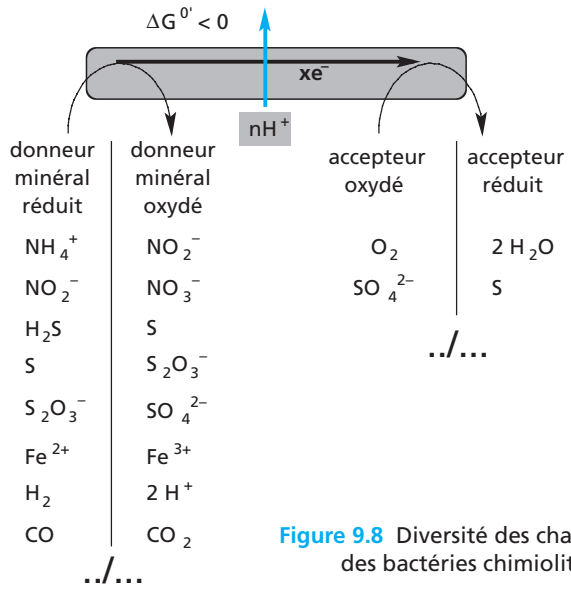


Figure 9.8 Diversité des chaînes respiratoires des bactéries chimiolithotrophes.

Les bactéries chimiolithotrophes tirent leur énergie de l'oxydoréduction de composés minéraux, dans une respiration souvent aérobie. L'ATP et le pouvoir réducteur formés sont investis dans la réduction du carbone du dioxyde de carbone au sein d'un cycle de Calvin-Benson. Ces micro-organismes sont autotrophes au carbone et à d'autres éléments. Cette voie métabolique est qualifiée de chimiosynthèse. Ces bactéries jouent un rôle essentiel dans la minéralisation.

> ***Remarque :*** Le terme de chimiosynthèse répond à deux définitions. Au sens strict, il s'agit de la voie métabolique exposée dans ce § 9.2.2, réalisée par les bactéries chimiolithotrophes. C'est la définition historique donnée à ce terme par Winogradsky. Au sens large, il désigne la synthèse de leur propre matière par l'ensemble des êtres vivants, c'est-à-dire l'assimilation.

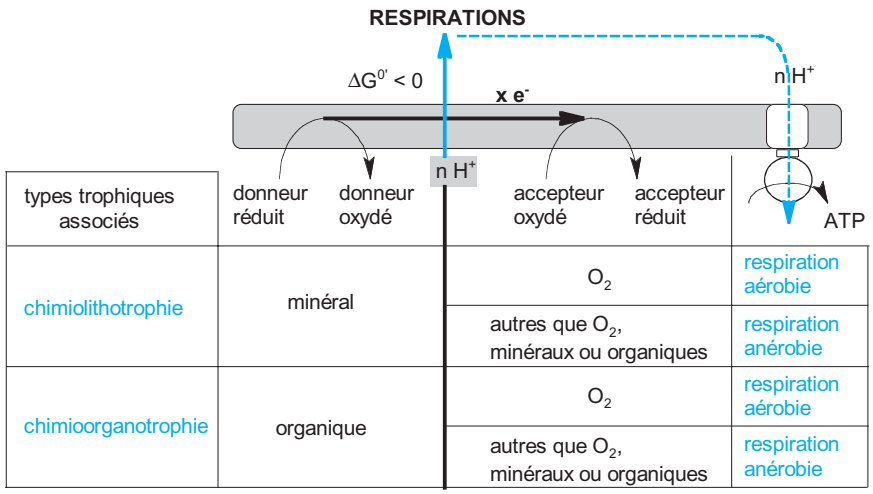
© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

9.2.3 Micro-organismes chimioorganotrophes par leurs respirations

a) Définition de la respiration

Voir *Biologie 1re année*, chapitres 5 et 7

Il ne s'agit que de rappeler ce qui a été développé dans le programme de 1re année. La définition qui suit est largement empruntée à Pelmont (*Enzymes*, Presses Universitaires de Grenoble, p. 485). Une **respiration** est un processus cellulaire qui se déroule pour l'essentiel dans une membrane biologique (figure 9.9). Celle-ci supporte une chaîne d'oxydoréduction (chaîne respiratoire) qui réalise un transfert **spontané** d'électrons d'un donneur à un accepteur, couplé à la constitution d'une différence de potentiel électrochimique de protons, $\Delta\mu H^+$ (couplage chimioosmotique). Ce $\Delta\mu H^+$ est à l'origine de la synthèse d'ATP au niveau d'une ATP-synthase membranaire (couplage osmochimique).



types trophiques associés	donneur réduit	donneur oxydé	accepteur oxydé	accepteur réduit
chimiolithotrophie	minéral		O_2	respiration aérobie
			autres que O_2, minéraux ou organiques	respiration anérobie
chimioorganotrophie	organique		O_2	respiration aérobie
			autres que O_2, minéraux ou organiques	respiration anérobie

Figure 9.9 Unité et diversité des respirations.

De nombreux micro-organismes réalisent une respiration grâce à une chaîne respiratoire supportée par leur plasmalemme. Ce qui suit illustre la diversité des respirations bactériennes (figures 9.9, 9.10 et 9.11).

b) Diversité des respirations aérobies (accepteur final O_2 réduit en H_2O)

De nombreuses bactéries sont des organismes aérobies stricts ou facultatifs, c'est-à-dire vivant constamment ou temporairement en présence de dioxygène. Celui-ci est alors utilisé comme accepteur final d'électrons dans la chaîne respiratoire. Rappelons que le potentiel redox élevé du couple H_2O/O_2 est un avantage car l'énergie libérée par l'oxydoréduction sera importante.

La figure 9.10a présente les enzymes de la chaîne respiratoire d'*Escherichia coli*, qui présente des molécules voisines de celles des crêtes mitochondriales. Notons que deux voies peuvent conduire à la réduction de l'oxygène. Le NADH,H+, donneur d'électrons de cette chaîne, provient de diverses oxydoréductions cytosoliques dont celles de la glycolyse et du cycle de Krebs. Ces faits sont des arguments en faveur de la théorie endosymbiotique. Bien d'autres bactéries (figure 9.10b), comme *Escherichia coli*, utilisent des composés organiques comme donneurs d'électrons. Elles sont donc **chimioorganotrophes** comme les cellules animales. Cependant, à leur différence, elles peuvent utiliser, à côté du NADH,H+ et du $FADH_2$ une grande variété de donneurs organiques dont des acides comme l'acide formique. Soulignons une particularité de ce mode trophique : les bactéries non chlorophylliennes qui réalisent ce type de respiration sont hétérotrophes au carbone. La même molécule, organique, est à la fois source d'énergie, donneur d'électrons et source de carbone.

Ces mêmes bactéries ou d'autres, placées dans d'autres conditions de disponibilité de substrats, peuvent oxyder des composés minéraux (figure 9.10c). Il s'agit des bactéries chimiolithotrophes, réalisant une respiration aérobie à donneur minéral, déjà étudiées au § 9.2.2. Cette diversité est amplifiée par celle des accepteurs d'électrons.

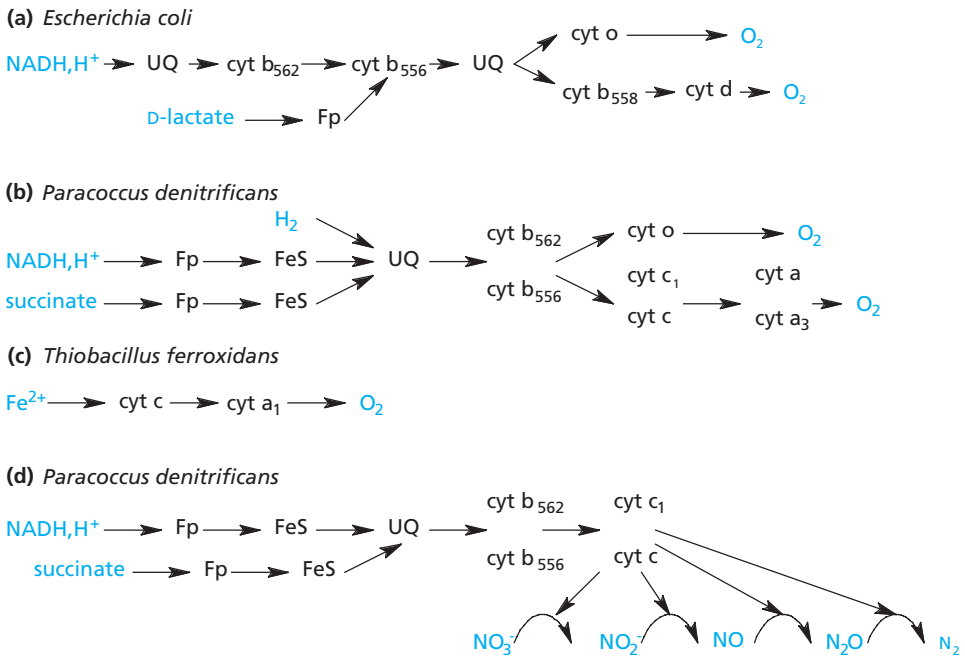


Figure 9.10 Diverses chaînes respiratoires du plasmalemme bactérien *(d'après G. Lanéelle, J. Asselineau)*.

cyt : cytochrome. Lorsque deux cytochromes sont écrits au même niveau, ils interviennent dans le même complexe ; FeS : protéine fer soufre ; Fp : flavoprotéine ; UQ : ubiquinone

c) Diversité des respirations anérobies (accepteur final différent de O_2)

Diverses bactéries ne peuvent vivre qu'en absence de dioxygène. Elles sont **anérobies** strictes. Elles possèdent des chaînes respiratoires (figures 9.10d et 9.11) dans lesquelles les donneurs d'électrons sont variés, minéral (dihydrogène) ou organique (lactate, pyruvate, formate, acides gras…). Elles sont donc soit chimiolithotrophes soit chimioorganotrophes.

L'accepteur final d'électrons de la chaîne respiratoire est également varié :

- il peut s'agir d'un composé minéral, à savoir de diverses formes plus ou moins oxydées d'azote (respiration nitrate des bactéries dénitrifiantes, figure 9.10d), de soufre (respiration sulfate des bactéries sulfatoréductrices), voire même du dioxyde de carbone (respiration carbamate des bactéries méthanogènes, voir § 9.3.1a et encart 9.2). Dans ce cas, l'élément minéral N, S ou C est réduit, la voie est catabolique, il s'agit donc d'une **réduction non assimilatrice**, à la différence de celle de la deuxième partie de la photosynthèse ;
- il peut s'agir d'un composé organique, comme le fumarate, réduit en succinate.

Ces respirations sont à l'origine de la synthèse d'ATP. Le catabolisme oxydatif est aussi à l'origine d'un pouvoir réducteur sous la forme de NADPH,H^+ par le biais de la voie des pentoses phosphate. Ces deux composants sont utilisés dans les biosynthèses et d'autres travaux cellulaires.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

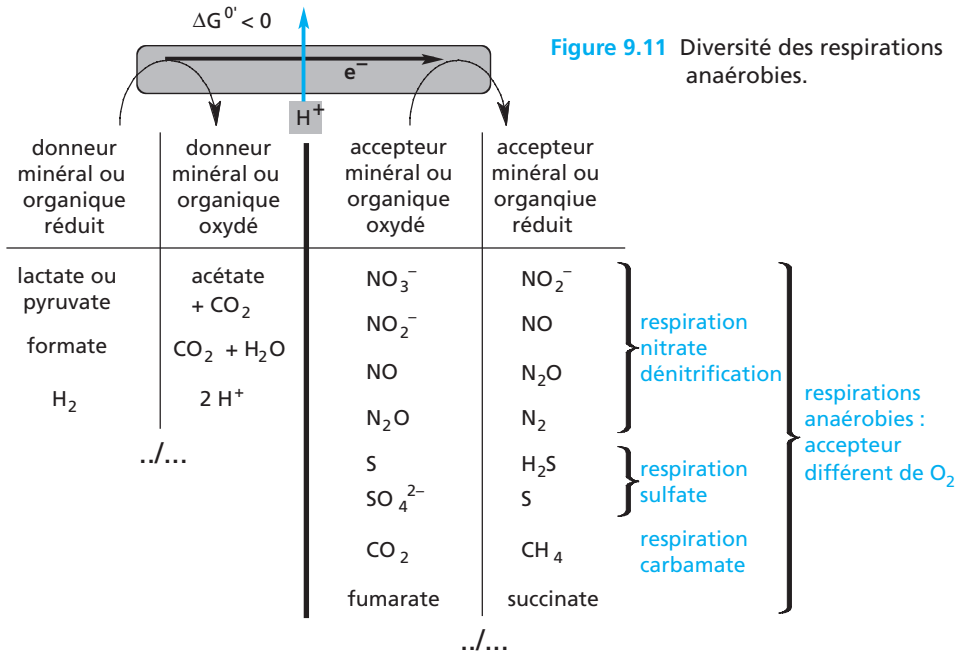


Figure 9.11 Diversité des respirations anaérobies.

d) Conséquences de cette diversité

En définitive, bien qu'il existe une unité dans le principe de fonctionnement de la chaîne respiratoire, on observe, à la différence de la respiration mitochondriale, une très grande diversité dans les donneurs d'électrons, dans les molécules constituant la chaîne et dans les accepteurs finaux d'électrons. Ces bactéries participent ainsi à l'oxydation de multiples substrats, phase essentielle dans le recyclage d'éléments fondamentaux comme le carbone, l'azote, le soufre… Notons enfin que cette capacité est amplifiée par la très grande plasticité du catabolisme bactérien : une même bactérie peut souvent disposer de diverses voies cataboliques (figure 9.10b et d). Ceci confère à ces organismes une adaptation à des milieux dans lesquels les sources alimentaires peuvent changer. La figure 9.9 résume cette diversité que l'on retrouve dans les fermentations, autre forme de catabolisme oxydatif.

9.2.4 Micro-organismes chimioorganotrophes par leurs fermentations

a) Diversité des fermentations réalisées par les micro-organismes

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 7, § 7.2.5

Ce type de catabolisme a été étudié dans l'ouvrage de biologie de 1re année. Nous en rappelons les principales caractéristiques (figure 9.12). Suite à la glycolyse (ou une autre voie) et en l'absence de dioxygène, les coenzymes d'oxydoréduction sont réoxydées au sein du cytosol. Ces réactions strictement cytosoliques aboutissent à une oxydation incomplète du carbone. Elles ont donc un rendement très inférieur à celui de la respiration aérobie. L'ATP n'y est produit que par transphosphorylation (couplage chimiochimique). Une **fermentation** est donc une voie métabolique dans laquelle l'oxydation des coenzymes est couplée à la réduction d'un composé organique issu de la dégradation incomplète du substrat donneur d'électrons, qui est aussi un accepteur d'électrons.

La figure 9.12 illustre aussi la multiplicité des voies qui conduisent à la réoxydation des coenzymes et la variété des produits. Soulignons encore que si un type de bactérie est souvent spécialisé dans une voie fermentaire, il peut néanmoins réaliser diverses fermentations. La fermentation chez *Escherichia coli,* entérobactérie, conduit à de l'éthanol, divers acides organiques (acides lactique, formique…), de l'hydrogène… On parle de fermentation « acides

mixtes ». La source d'énergie est chimique et le donneur d'électrons organique. Il s'agit de **chimioorganotrophie**.

Comme auparavant, ce catabolisme aboutit à la formation d'un pouvoir réducteur et de l'ATP utilisés dans les travaux cellulaires.

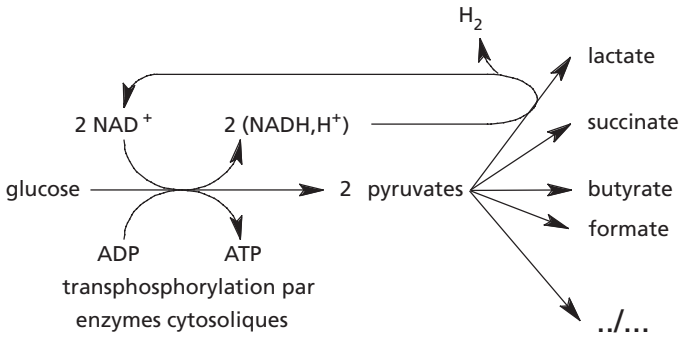


Figure 9.12 Principe et diversité des fermentations.
L'oxydation du $NADH,H^+$ n'est indiquée que pour une seule des voies.

b) Importance écologique des bactéries fermentantes

Les bactéries qui réalisent des fermentations sont trouvées dans des biotopes très variés, sédiments, sols, eaux, voies digestives et aussi dans des réalisations industrielles comme les fermenteurs, les digesteurs, les installations d'épuration des eaux usées… Elles peuvent émettre dans leur environnement des exoenzymes qui catalysent la digestion de substrats divers et absorber les produits de cette digestion. Elles sont souvent associées en communautés dans lesquelles les produits du métabolisme d'une espèce sont sources d'aliments pour une autre espèce fermentante ou respirante. Le dihydrogène, produit de diverses fermentations, est le substrat d'une respiration anaérobie. L'importance de ces bactéries fermentantes est aussi illustrée dans l'encart 9.2.

ENCART 9.2

Micro-organismes et minéralisation anaérobie

Dans de nombreux écosystèmes, les conditions du biotope sont anaérobies. Les réactions d'oxydoréduction affectant la matière qui circule dans ces biotopes sont réalisées par des communautés de micro-organismes très hiérachisées (figure 9.13). Des bactéries fermentantes dégradent d'abord la matière organique morte en acides organiques, alcools, dioxyde de carbone et dihydrogène. Ces produits sont à leur tour les substrats du métabolisme de bactéries acétogènes qui, par leurs fermentations, fabriquent du formiate, de l'acétate, du dihydrogène et du dioxyde de carbone. L'acide acétique, produit essentiel, est alors le substrat de bactéries anaérobies qui par leur respiration engendrent du méthane. Par leur activité, ces bactéries appauvrissent le milieu en dihydrogène et par là même « tirent » les fermentations qui le produisent. C'est la voie essentielle de méthanogenèse dans les sédiments.

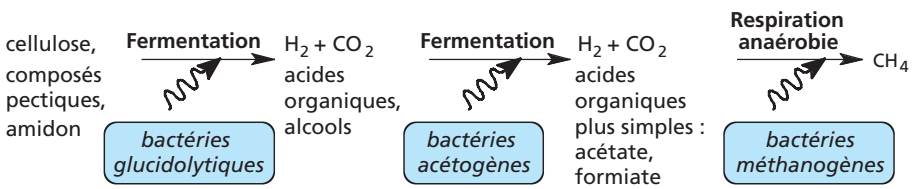


Figure 9.13 Communautés bactériennes participant à la méthanogenèse.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Si le métabolisme des cellules eucaryotes est organisé autour d'un petit nombre de voies (une photosynthèse eucaryote, une respiration aérobie, quelques fermentations), et ne recouvre que deux grands types trophiques (photolithoautotrophie et chimioorganohétérotrophie), celui des micro-organismes et des bactéries en particulier comporte de nombreux types trophiques (tableau 9.3). Cette diversité est fondamentale dans les cycles de matière comme nous le verrons au § 9.4. Elle est également illustrée par la nature des sources alimentaires.

Tableau 9.3 Diversité des types trophiques des micro-organismes.

		1 Source d'énergie			
		Lumière : « Photo »	**Réactions chimiques : « Chimio »**		
2 Donneur d'électrons	**Minéral : « litho »**	Photolitho-autotrophes	Chimiolitho-autotrophes	**Minérale : CO_2 « auto »**	**3 Source de carbone**
		Photolitho-hétérotrophes	Chimiolitho-hétérotrophes	**Organique : « hétéro »**	
	Organique : « organo »	Photoorgano-autotrophes	0 ou ?	**Minérale : CO_2 «auto »**	
		Photoorgano-hétérotrophes	Chimioorgano-hétérotrophes	**Organique : « hétéro »**	

1, 2 et 3 désignent l'ordre à envisager dans la caractérisation d'un type trophique ;
? désigne l'absence de données.

9.3 Diversité des sources alimentaires carbonée et azotée, auto- et hétérotrophie à ces éléments

Les divers modes trophiques concourent tous au même résultat : en utilisant des sources énergétiques diverses (lumière ou molécules) et des sources d'électrons diverses (minérale ou organique), les êtres vivants élaborent un potentiel énergétique et un pouvoir réducteur qu'ils utilisent dans leur anabolisme. La question essentielle de ce paragraphe est : quelle source de matière, minérale ou organique, les micro-organismes utilisent-ils dans leurs synthèses ? Nous nous limitons au carbone et à l'azote.

9.3.1 Autotrophie et hétérotrophie au carbone des micro-organismes

a) Autotrophie au carbone des micro-organismes

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 6, § 6.4.3

Les cyanobactéries sont capables de réduire le carbone minéral du dioxyde de carbone en composés organiques. Cette réduction, qui nécessite de l'ATP et un pouvoir réducteur, se réalise au cours d'un cycle de Calvin-Benson, identique à celui décrit pour la photosynthèse eucaryote. Divers autres micro-organismes sont capables de réduire une source de carbone minéral en carbone organique. Il s'agit de diverses bactéries photolithotrophes (bactéries pourpres sulfureuses) et chimiolithotrophes. Dans quelle voie métabolique le carbone minéral est-il alors réduit ?

Une voie prépondérante est celle du cycle de Calvin-Benson. Les enzymes catalysant les réactions, en particulier la rubisco, sont cytosoliques (cyanobactéries, bactéries pourpres sulfureuses). Cette voie constitue la phase chimique de la photosynthèse (réactions (9.2) et (9.4)). Elle participe également à l'assimilation du carbone dans des chimiosynthèses (figure 9.7). Elle n'est cependant pas universelle. Il existe des voies alternatives diverses. Certaines bactéries sont capables de fixer le dioxyde de carbone dans un cycle de Krebs inverse : l'acétate qui en ressort,

sous forme d'acétyl-CoA entre dans l'anabolisme comme précurseur pour donner dans une voie inverse de la glycolyse un hexose (autres bactéries pourpres et bactéries vertes).
Des bactéries acétogènes génèrent de l'acétate par une respiration anaérobie à partir du dioxyde de carbone et du dihydrogène selon la réaction (9.8) :

$$4\,H_2 + 2\,CO_2 \longrightarrow CH_3COOH + 2\,H_2O \qquad (9.8)$$

Il s'agit bien d'autotrophie au carbone. L'acétate est ensuite engagé dans les voies de l'anabolisme.
Tous ces divers micro-organismes sont qualifiés de **photolithoautotrophes** ou de **chimiolithoautotrophes**.

b) Hétérotrophie au carbone des micro-organismes

Divers micro-organismes nécessitent une source carbonée organique, apportée par diverses molécules organiques. Il s'agit de bactéries non chlorophylliennes et des mycètes réalisant une fermentation ou une respiration. On les qualifie alors de **chimioorganohétérotrophes**.
D'autres sont chlorophylliens, mais sont incapables de réduire le carbone minéral. Les voies nécessaires à son assimilation sont absentes. Il s'agit, pour l'essentiel, de bactéries **photoorganohétérotrophes**.

9.3.2 Autotrophie et hétérotrophie à l'azote des micro-organismes

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 5, § 5.2.4

À la différence du carbone, on trouve de nombreuses formes d'azote présentant divers états d'oxydation (tableau 9.4). Quel azote considère-t-on comme minéral ? Nous avons discuté de ce problème dans l'ouvrage de 1re année. L'azote est un élément majeur qui entre dans la composition des protides, des bases azotées et de diverses coenzymes.

Tableau 9.4 Diverses formes de l'azote utilisé par les organismes.

Formule	Nature	Type d'azote	Nombre d'oxydation
$-NH_2$	fonction amine	aminé	– 3
$-NH_4^+$ ou NH_3	ion ammonium ou ammoniac	ammoniacal	– 3
NH_2OH	hydroxylamine	azote de l'hydroxylamine	– 1
N_2	diazote	moléculaire	0
$-NO_2^-$	ion nitrite	nitreux	3
$-NO_3^-$	ion nitrate	nitrique	5

a) Hétérotrophie à l'azote des micro-organismes

De nombreuses bactéries ainsi que des mycéliums de mycètes libérent dans leur environnement des exoenzymes lytiques. Nous avons déjà signalé cette propriété au § 9.2.4b. Les hydrolyses permettent de simplifier les molécules de la matière organique morte. Les nutriments qui en résultent des oses, des acides gras, des acides aminés et des nucléotides peuvent alors être absorbés. Une fraction des acides aminés absorbés est directement utilisée dans la protéosynthèse. Le reste de l'azote organique des fonctions amines ou des molécules cycliques subit alors une désamination, à l'origine d'ammoniac, dont une part est rejetée dans le milieu puis reprise par d'autres micro-organismes pour leur catabolisme ou leur anabolisme. La réaction (9.9) résume ce processus de désamination qualifié d'**ammonification**, favorisé en conditions alcalines et réalisé par des micro-organismes ammonifiants.

$$R\text{-}CH\text{-}NH_2\text{-}COOH + H_2O \longrightarrow R\text{-}CH_2OH + CO_2 + NH_3 \qquad (9.9)$$

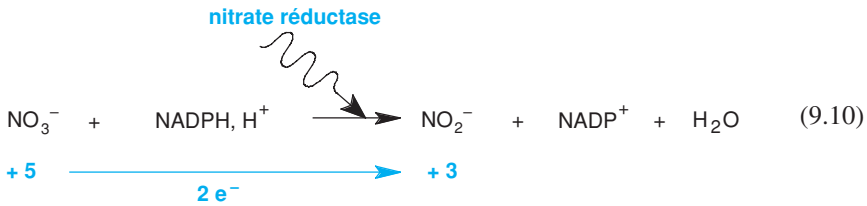
© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

b) Autotrophie à l'azote des micro-organismes utilisant nitrates et nitrites

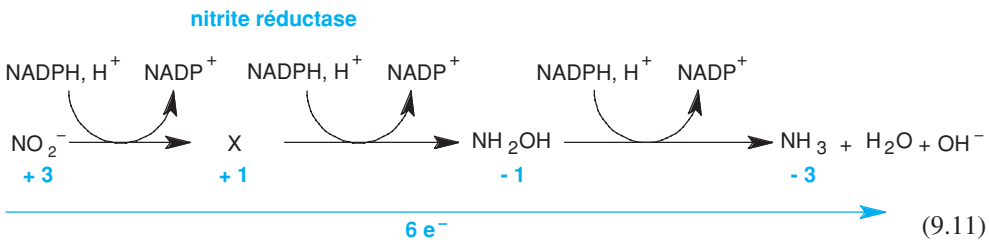
Voir *Biologie 1re année*, chapitre 5, § 5.2.1c

De nombreux micro-organismes (*Escherichia coli* et divers Bacilles) incorporent des ions ammonium comme source d'azote. Cet azote ammoniacal, bien que réduit, est considéré comme minéral. Ces ions sont utilisés dans la synthèse d'acides aminés, selon deux voies. La première, réalisée quand l'azote ammoniacal est en quantité élevée, est catalysée par la glutamate déshydrogénase. Une seconde voie est impliquée quand l'azote ammoniacal est limitant. Toutes deux conduisent à la formation de glutamate, à l'origine de divers acides aminés.

Les bactéries, les algues unicellulaires réduisent l'azote nitrique des nitrates, forme la plus oxydée. Ces micro-organismes réalisent alors une réduction anabolique de l'azote selon une voie complexe réactions (9.10) et (9.11) très dispendieuse : huit électrons sont nécessaires pour réduire l'azote nitrique en azote ammoniacal, fournis par le $NADPH,H^+$. Elle se réaliserait en plusieurs étapes, catalysées par une nitrate et une nitrite réductases. Ces micro-organismes sont donc **autotrophes à l'azote**. Cette voie ne doit pas être confondue avec la réduction non assimilatrice de l'azote dans la respiration nitrate.



(9.10)



(9.11)

Notons enfin que de nombreux mycètes, bien qu'hétérotrophes au carbone, utilisent de l'azote minéral, ammoniacal ou même nitrique. Ils sont donc eux aussi autotrophes à l'azote.

Les ions ammonium produits sont engagés dans la synthèse des acides aminés selon les processus décrits auparavant.

c) Diazotrophie, assimilation du diazote atmosphérique

Des lots de sol sont laissés au contact de l'air. On dose périodiquement la teneur en azote combiné. On note un accroissement mensuel de quelques mg par kg de terre. C'est ainsi que dès la fin du XIXe siècle Berthelot conclut à la propriété de fixation du diazote atmosphérique par les sols. Cette propriété est abolie si les lots sont stérilisés. Les sols contiennent des micro-organismes diazotrophes, c'est-à-dire capables d'utiliser le diazote atmosphérique et de le convertir en azote aminé.

Il s'agit de bactéries :

- libres dans le sol ou dans l'eau : diverses cyanobactéries (*Anaboena, Oscillatoria, Spirulina…)*, des bacilles *(Bacillus*, *Clostridium), Azotobacter…*
- associées à un hôte végétal dans une symbiose : *Rhizobium* des nodules de diverses Fabacées, *Anabœna* en symbiose avec une fougère aquatique *Azolla*…

Ces micro-organismes possèdent tous une enzyme, la **nitrogénase** (Nase) capable de catalyser la réduction du diazote atmosphérique (figure 9.14). La nitrogénase est un énorme complexe enzymatique constitué de deux composants associés à des atomes de fer ou de molybdène : une protéine Mo-Fe et une protéine Fe. Cette capacité d'utiliser une source abondante, le diazote

atmosphérique, n'est cependant pas sans revers. Tout d'abord, cette réduction est très coûteuse en ATP et en pouvoir réducteur. Elle nécessite de scinder le diazote dont les éléments sont reliés par une covalence triple. De plus, cette enzyme est très peu spécifique. Elle peut catalyser la réduction de nombreux substrats, à savoir N_2, mais aussi H^+, C_2H_2… Pour ces deux derniers, les produits de leur réduction ne sont pas directement utilisés par les cellules et constituent un investissement à perte du pouvoir réducteur. Enfin, cette enzyme n'est pas fonctionnelle si elle est au contact du dioxygène. De nombreuses stratégies, dont suivent deux exemples, permettent d'éviter ce contact. Des cyanobactéries cantonnent la nitrogénase dans des hétérocystes, cellules d'un filament, dont la paroi très épaisse est imperméable au dioxygène. De plus, ces cellules ont des thylakoïdes dépourvus de PSII. Elles n'engendrent pas de dioxygène, à la différence des autres cellules du filament. Il existe donc une véritable différenciation au sein de ces cellules, qui sont d'ailleurs interconnectées par des plasmodesmes. Les rhizobiums élaborent en symbiose avec leur cellule hôte une leghémoglobine (LegHb), véritable tampon à dioxygène, le délivrant à la chaîne respiratoire bactérienne mais évitant son contact avec la nitrogénase (figure 9.15). Les micro-organismes diazotrophes réalisent en effet souvent une respiration aérobie, donc absorbent du dioxygène.

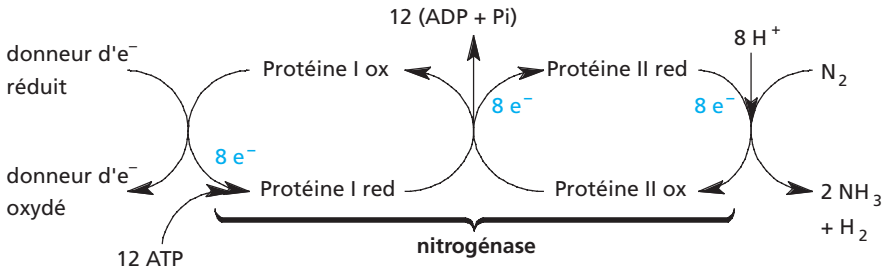


Figure 9.14 La nitrogénase : constitution et réaction catalysée.

Les besoins en azote de la couverture végétale et des cultures sont importants et obligent à l'apport d'engrais azotés. Les bactéries diazotrophes libres, comme les nodosités des racines de fabacées libèrent dans le sol des acides aminés, à savoir un azote organique issu du diazote atmosphérique. Cet azote est ensuite utilisé par d'autres micro-organismes. Cet apport essentiel, qui peut être de 20 kg d'azote par hectare et par an, limite l'usage d'engrais azotés. C'est le cas notamment dans de nombreuses rizières peuplées par des fougères aquatiques du genre *Azolla* abritant la cyanobactérie diazotrophe *Anabœna.*

La figure 9.15 résume les principales caractéristiques de la symbiose « cellule racinaire de fabacée/*Rhizobium* ». La fixation du diazote par les bactéries libres suit le même principe. Tous ces micro-organismes sont donc **autotrophes à l'azote**. Ils peuvent par ailleurs être soit phototrophes, soit chimiotrophes.

Remarques :

- Ces types trophiques ne constituent pas des catégories exclusives. Certaines bactéries peuvent utiliser l'azote organique quand il est présent, elles sont alors hétérotrophes à l'azote. Elles peuvent aussi absorber l'azote minéral sous diverses formes et sont alors autotrophes à l'azote. Par exemple, *Azotobacter,* diazotrophe, utilise aussi l'azote ammoniacal. Nous retrouvons là la grande plasticité du métabolisme bactérien.
- Chez les bactéries nitrifiantes, l'azote ammoniacal ou nitreux est à la fois un aliment plastique (source d'azote pour l'assimilation : autotrophie à l'azote) et énergétique (donneur d'électrons dans la respiration aérobie § 9.2.2).
- Enfin, les autotrophies au carbone et à l'azote ne sont pas liées : des micro-organismes peuvent être autotrophes au carbone et à l'azote (cyanobactéries), hétérotrophes aux deux, hétérotrophes au carbone et autotrophes à l'azote…

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

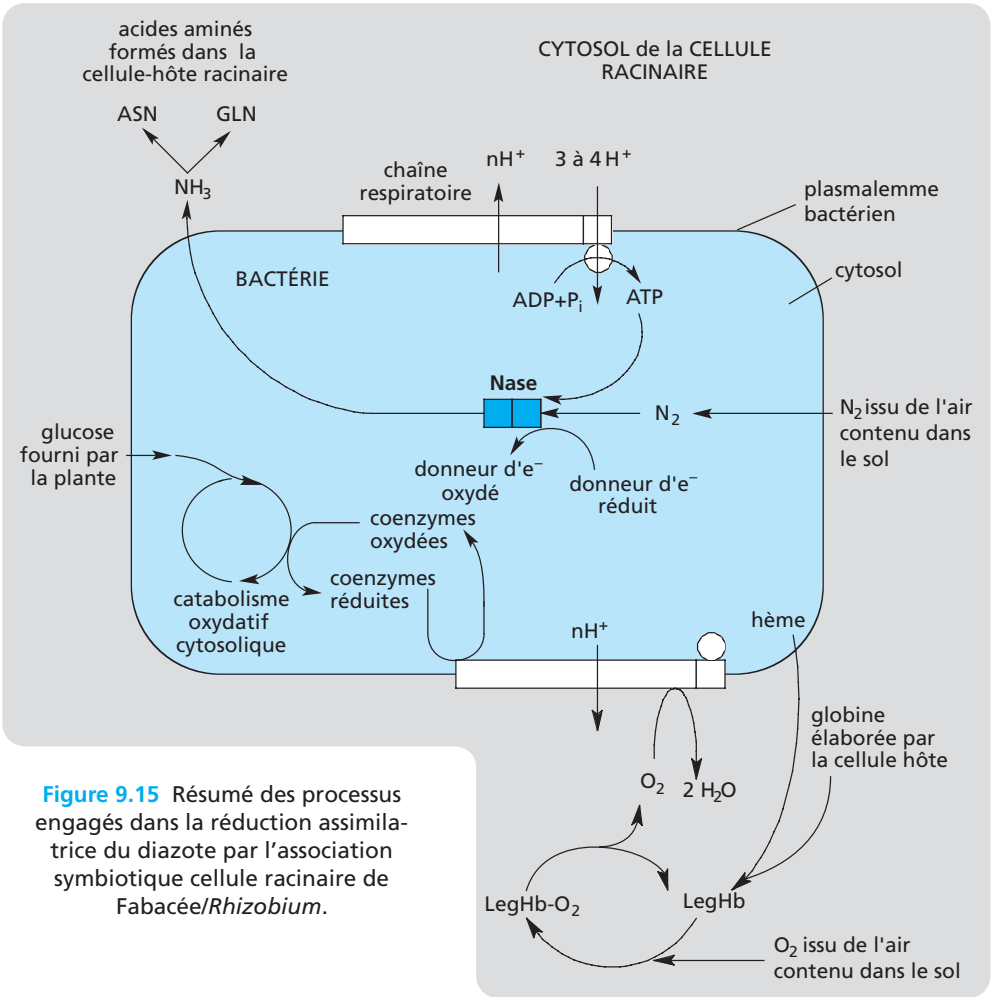


Figure 9.15 Résumé des processus engagés dans la réduction assimilatrice du diazote par l'association symbiotique cellule racinaire de Fabacée/*Rhizobium*.

L'ensemble de ces données est repris dans le cadre de deux grands cycles de matière.

9.4 PARTICIPATION DES MICRO-ORGANISMES À DEUX GRANDS CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES

Les aliments minéraux prélevés dans le biotope par les producteurs sont convertis en matière organique. Ils ne sont pas en quantité infinie. Très vite, les processus vitaux s'arrêteraient sans leur retour à l'état minéral, via une oxydation. Cette **minéralisation** est réalisée par les **décomposeurs** qui sont exclusivement des micro-organismes. Ainsi s'établit, par le biais des réseaux trophiques, un **cycle des éléments**.

9.4.1 Décomposeurs et minéralisation

Par leurs photosynthèses et leurs chimiosynthèses, les micro-organismes initient des réseaux trophiques en tant que producteurs primaires (figure 9.1). Ils sont aussi, à l'opposé, des décomposeurs, acteurs exclusifs de la dégradation de la matière organique morte. La matière organique libérée dans les sols ou les eaux par les êtres vivants a plusieurs origines. Il s'agit d'abord des rejets issus de l'activité de l'organisme : urine et fèces pour les animaux. Les racines exsorbent une quantité non négligeable de composés organiques qui profitent aux populations bacté-

riennes du sol. Les eaux de pluie qui ruissellent sur les feuilles entraînent vers le sol des substances organiques exsudées et la population bactérienne qui y est attachée. Ces pluviolessivats constituent un apport non négligeable de matière organique. Enfin, à la mort de l'organisme, c'est l'ensemble de sa matière organique qui est cédée au milieu.

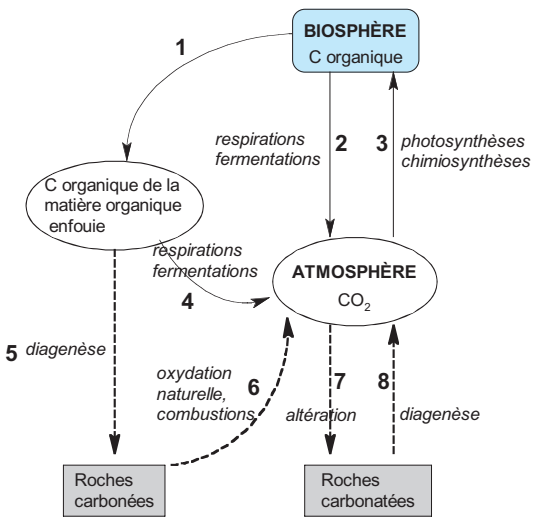
En milieu aquatique, elle se retrouve sous deux formes, particulaire et dissoute. En milieu terrestre, elle est d'abord découpée et enfouie par divers animaux comme les vers de terre et les aptérygotes qui peuplent cette litière. Un grande partie de cette matière organique qualifiée de « morte » est ensuite dégradée, notamment par des digestions catalysées par les exoenzymes libérées par les bactéries et les champignons. Cette première dégradation, rapide, concerne environ deux tiers de la matière initiale. Les substances résiduelles vont subir des transformations plus lentes et complexes, à l'origine de **l'humus**, constitué de molécules organiques transformées par les bactéries en acides humiques, acides fulviques… Ces composés sont très complexes et comportent de très hauts polymères dont la formation dépend aussi de facteurs du milieu (quantité d'eau disponible, ions ferriques…). Leur minéralisation est beaucoup plus lente.

Enfin, une partie de la matière organique peut échapper à « l'incinérateur microbien ». Elle constitue alors le kérogène, à l'origine des roches carbonées.

9.4.2 Micro-organismes et cycle du carbone

Voir *Géologie 1re et 2e année*, chapitre 13

Un chapitre est consacré au cycle du carbone dans l'ouvrage de géologie. Nous ne reprenons ici que les étapes où sont impliqués les micro-organismes. Nous distinguons deux parties, l'une biologique, où le carbone circule rapidement et l'autre, essentiellement géologique, où les flux carbonés sont beaucoup plus lents. L'articulation entre les deux est assurée par le dioxyde de carbone (figure 9.16).



1	§ 9.4.1 ; Géologie § 7.4 & chap 13
2	§ 9.2.3 ; § 9.2.4 ; Biologie 1re année chap. 7
3	§ 9.2.1 ; § 9.2.2 ; Biologie 1re année chap 6
4	§ 9.2.3 ; § 9.2.4
5	Géologie § 7.4 & chap 13
6	Géologie chap 13
7	Géologie § 6.3, § 7.2 & chap 13
8	Géologie § 7.2 & chap 13

Figure 9.16 Micro-organismes et cycle du carbone.
Flèches en pointillés : partie géologique du cycle.

Dans la partie biologique, les micro-organismes occupent d'abord les mêmes places que les végétaux et les animaux : producteurs primaires et consommateurs. Rappelons qu'ils sont parfois les seuls producteurs primaires. Ils sont également les seuls organismes décomposeurs, grâce aux diverses respirations et fermentations qu'ils réalisent. Ils jouent donc un rôle essentiel dans la minéralisation du carbone puisqu'ils en assurent environ la moitié, le reste relèvant de la respiration des animaux et des végétaux.

Dans les processus géologiques on les trouve impliqués à la fois dans la diagenèse : source de matière des roches carbonées et à l'origine de la précipitation des carbonates, et dans l'altération : ils peuvent par leur activité participer à la dégradation chimique de divers minéraux.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

S'ils partagent certaines voies avec les animaux et les végétaux, les micro-organismes assurent des transformations essentielles dans ce cycle. Cette importance est encore plus nette dans le cycle de l'azote.

> ***Remarque :*** Les § 9.4.2 et 9.4.3 ne font état que de certaines étapes des cycles biogéochimiques du carbone et de l'azote, celles où les micro-organismes sont impliqués.
> Le mot de « cycle » désigne le fait que l'élément (C, N…), après passage par divers états plus ou moins réduits, revient à son état initial oxydé. Un cycle biogéochimique global est constitué par la juxtaposition de nombreux cycles élémentaires associés par une substance comportant un état plus ou moins oxydé de l'élément.

9.4.3 Micro-organismes et cycle de l'azote

La figure 9.17 retrace le cycle de l'azote. Elle mentionne les êtres vivants responsables des transformations. Comme dans le cycle du carbone, les micro-organismes partagent certaines voies avec les végétaux chlorophylliens, à savoir l'assimilation (réduction anabolique) de l'azote nitrique. Cependant ils sont les seuls à assurer :

- la dénitrification, c'est-à-dire la réduction catabolique de l'azote (respiration nitrate) dont les produits peuvent être des nitrites, du diazote voire des ions ammonium ;
- la diazotrophie, c'est-à-dire la réduction anabolique du diazote ;
- la nitrification, l'oxydation catabolique (respirations aérobies) de l'azote, c'est-à-dire sa minéralisation.

Encore plus que dans le cycle du carbone ils assurent des étapes-clés dans ce cycle très hiérarchisé, d'autant plus que les ressources en azote dans les océans et les sols sont un facteur limitant essentiel, après le CO_2.

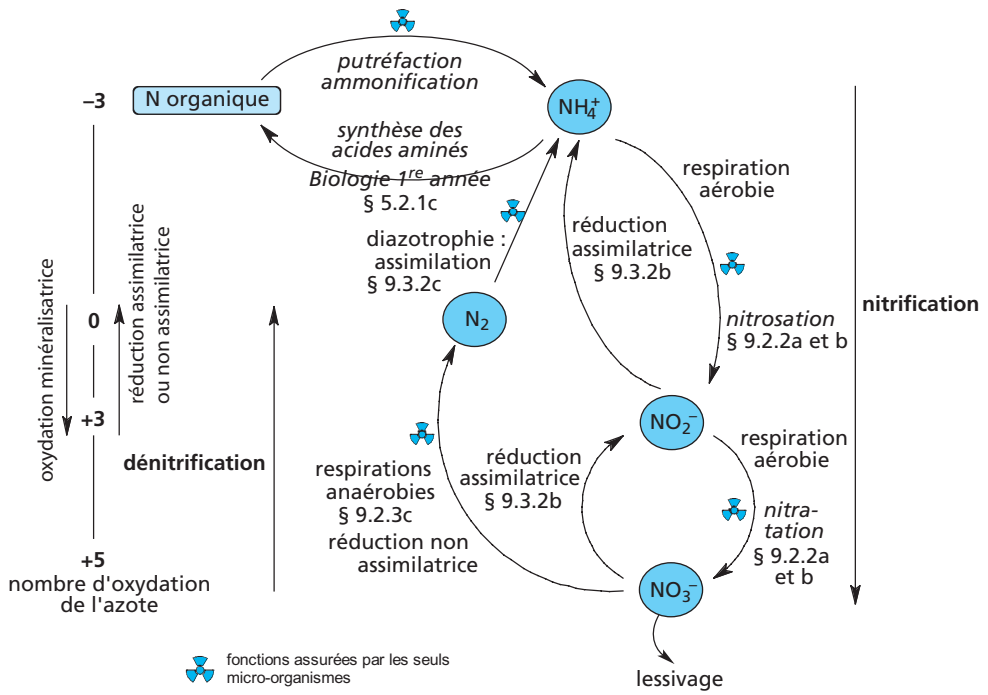


Figure 9.17 Micro-organismes et cycle de l'azote.

Cette importance est retrouvée dans le recyclage d'autres éléments, comme le soufre, le fer, le phosphore, le manganèse…
Au terme de cette étude, nous retiendrons quelques propriétés des micro-organismes qui en font des acteurs essentiels des écosystèmes. Ces êtres vivants sont capables de vivre dans des

conditions de milieux très variées ; des eaux douces aux eaux sursalées ; de températures négatives à 120 °C (bactéries des sources hydrothermales océaniques) ; de pH très acides à des pH alcalins (13 !), de la pression atmosphérique aux fortes pressions des fonds océaniques. Ils sont donc capables d'occuper des biotopes extrêmes.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 10, § 10.3.1

Le rôle essentiel joué par ces êtres vivants est dû à la diversité et à l'énorme potentiel de leur métabolisme. Il est très intense. Il est aussi très diversifié, selon les espèces et aussi pour une même espèce. Les conditions de milieu peuvent induire la synthèse d'enzymes qui vont permettre au micro-organisme d'exploiter le biotope. Cette adaptabilité est aussi un atout de leur réussite. Enfin, rappelons que l'on pense que les premières formes vivantes ont été des bactéries.

RÉVISER

L'essentiel

Les types trophiques désignent les grandes voies métaboliques réalisées par les cellules. Les micro-organismes, qui regroupent diverses catégories systématiques (bactéries et petits eucaryotes dont les mycéliums primaires) réalisent, comme les eucaryotes, photosynthèse, respiration et fermentation. Ils sont donc phototrophes ou chimiotrophes, car capables d'utiliser de l'énergie lumineuse dans une photosynthèse ou de l'énergie chimique dans un catabolisme oxydatif. Ils peuvent réaliser deux types de photosynthèses, oxygénique (cyanobactéries), ou anoxygénique (bactéries pourpres et vertes) en fonction de la nature du donneur d'électrons. Celui-ci peut être minéral ou organique (photolithotrophie ou photoorganotrophie). Les bactéries chimiosynthétiques réalisent le plus souvent une respiration aérobie à donneur minéral (chimiolithotrophie), D'autres bactéries, ou les mêmes peuvent aussi effectuer diverses respirations en fonction de l'accepteur final d'électrons (respirations aérobies ou anaérobies). Enfin, ces micro-organismes sont capables d'effectuer un grand nombre de fermentations (chimioorganotrophie) (figure de synthèse). Les phases photochimiques des photosynthèses et les diverses voies du catabolisme oxydatif (respirations et fermentations) permettent la constitution d'un pouvoir réducteur et d'ATP. Ces composés sont alors investis dans les voies anaboliques qui confèrent, en fonction de l'équipement enzymatique, une auto ou une hétérotrophie au carbone et/ou à l'azote, Les micro-organismes, grâce à un catabolisme très diversifié sont capables d'oxyder pratiquement tous les composés de la matière organiques morte. Ils sont les seuls décomposeurs et jouent un rôle essentiel dans les grands cycles biogéochimiques.

Attention

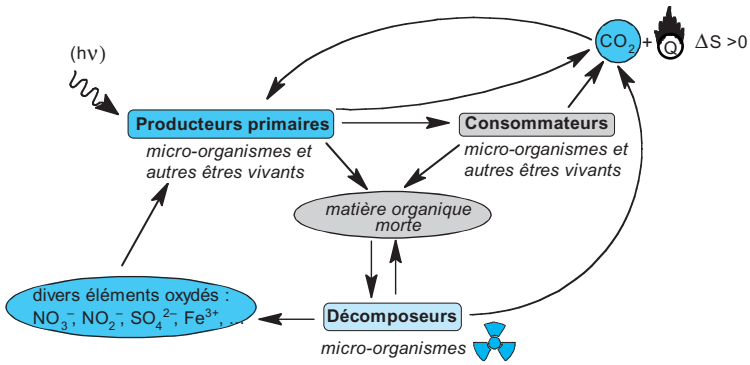
- Maîtrisez bien la notion d'oxydoréduction et les notions élémentaires de thermodynamique.
- Tenez compte de la hiérarchie dans l'analyse d'un type trophique : source d'énergie, donneur d'électrons et source de matière.
- Retenez les divers états d'oxydation de l'azote.
- Retenez l'extraordinaire capacité des micro-organismes à pratiquement tout utiliser et le caractère très adaptable de leur métabolisme.
- Prenez en compte leur rôle essentiel et exclusif en tant que décomposeurs.
- Ne parlez plus de respiration mais de respiration**s**, comme de photosynthèse**s**, de fermentation**s**.
- Ne dites plus que la respiration exige du dioxygène.
- Que pensez-vous des expressions souvent entendues comme « la simplicité de la cellule bactérienne », « le caractère peu évolué des bactéries » ?

Mots-clés

- assimilation
- autotrophie à l'azote
- autotrophie au carbone
- bactériochlorophylles
- chimiolithotrophie
- chimioorganotrophie
- chimiosynthèse
- consommateurs
- cyanobactéries
- cycle biogéochimique
- décomposeurs
- diazotrophie
- donneur d'électrons
- écosystèmes
- fermentation
- hétérotrophie à l'azote
- hétérotrophie au carbone
- humus
- micro-organismes
- minéralisation
- nombre d'oxydations
- nutrition
- oxydoréduction
- photolithotrophie
- photoorganotrophie
- photosynthèse anoxygénique
- photosynthèse oxygénique
- potentiel redox
- producteurs primaires
- réseau trophique
- respiration aérobie
- respiration anaérobie
- type trophique

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

MICRO-ORGANISMES : êtres vivants omniprésents dans la biosphère ; nombreux produteurs primaires (photosynthèses et chimiosynthèses) ; les seuls décomposeurs (minéralisation et bouclage des cycles de matière).



MICRO-ORGANISMES: êtres vivants au METABOLISME très diversifié et modulable en fonction des sources d'énergie et de matière

PHOTOSYNTHESES DIVERSES	**oxygénique** (algues microscopiques, cyanobactéries)		***production primaire (réduction assimilatrice)***
	anoxygénique (bactéries vertes et pourpres) ☢		***producton primaire (réduction assimilatrice)***
RESPIRATIONS DIVERSES	**aérobie**	**à donneur d'e⁻ minéral** ☢ (bactéries oxydant N, S, Fe)	***production primaire (chimiosynthèse)***
			minéralisation (oxydation)
		à donneur d'e⁻ organique (diverses bactéries)	**minéralisation (oxydation)**
	anaérobie	**accepteurs d'e⁻ divers** ☢ (diverses bactéries)	**minéralisation (oxydation) & réduction non assimilatrice**
FERMENTATIONS DIVERSES	(diverses bactéries)		**minéralisation (oxydation)**
AUTRES FONCTIONS: DIAZOTROPHIE....	(diverses bactéries [dont les cyanobactéries] libres ou symbiotes) ☢		***réduction assimilatrice du diazote***

☢ fonctions assurées par les seuls micro-organismes

Figure de synthèse

MICRO-ORGANISMES : êtres vivants dont les TYPES TROPHIQUES sont très diversifiés et permettent l'utilisation de sources d'énergie et de matière variées.

Types trophiques	Exemples de micro-organismes	Nature du donneur d'électrons	Nature de la source de carbone	Fonction impliquée
PHOTO-LITHO-AUTOTROPHIE ☢	Algues unicellulaires, cyanobactéries Anabaena	H_2O	CO_2	Photosynthèse oxygénique, eucaryote et bactérienne
	Bactéries pourpres et vertes	H_2S	CO_2	Photosynthèse anoxygénique
PHOTO-LITHO-HETEROTROPHIE	Bactéries pourpres et vertes Rhodomicrobium	H_2S	Organique : acétate	Photosynthèse anoxygénique
PHOTO-ORGANO-AUTOTROPHIE	Bactéries pourpres et vertes	Organique : succinate	CO_2	Photosynthèse anoxygénique
PHOTO-ORGANO-HETEROTROPHIE	Bactéries pourpres et vertes	Organique : succinate	Organique : acétate	Photosynthèse anoxygénique
CHIMIO-LITHO-AUTOTROPHIE	Bactéries chimiosynthétisantes oxydant N, S, Fe, H_2. Thiobacillus	Minéral : NH_3, H_2S, Fe^{2+}...	CO_2	Chimiosynthèse ; respiration aérobie (parfois anaérobie) à donneur minéral
CHIMIO-LITHO-HETEROTROPHIE	Bactéries diverses	Minéral : NH_3, H_2S, Fe^{2+}...	Organique : acétate, lactate	Respiration aérobie ou anaérobie à donneur minéral
CHIMIO-ORGANO-AUTOTROPHIE	Absence de données			
☢ CHIMIO-ORGANO-HETEROTROPHIE	Bactéries diverses *(Micrococcus)* et eucaryotes	Organique : glucose…	Organique : acétate	Respiration aérobie à donneur organique Fermentations

☢ les seuls types trophiques des eucaryotes

Figure de synthèse (suite)

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

S'ENTRAÎNER

QCM

1. La chimiolithotrophie est : ❑ a. l'utilisation du dioxyde de carbone comme source de carbone, ❑ b. l'utilisation d'un donneur d'électrons minéral, ❑ c. l'utilisation d'une énergie primaire chimique.
2. Un organisme phototrophe : ❑ a. utilise la lumière comme source d'énergie, ❑ b. émet de la lumière, ❑ c. fuit la lumière.
3. Les cyanobactéries : ❑ a. vivent en eau douce, ❑ b. effectuent une photosynthèse anoxygénique, ❑ c. sont hétérotrophes à l'azote.
4. La nitrogénase : ❑ a. est une protéine tertiaire, ❑ b. est une enzyme très spécifique, ❑ c. travaille en présence de dioxygène dans son environnement.
5. Dans le métabolisme, une réduction est : ❑ a. toujours spontanée, ❑ b. toujours associée à de l'assimilation, ❑ c. toujours associée au catabolisme.
6. Les bactéries : ❑ a. n'ont jamais d'endomembranes, ❑ b. ont des endomembranes, ❑ c. ont des chloroplastes, ❑ d. ont des organites.
7. Une photosynthèse anoxygénique : ❑ a. est réalisée par l'ensemble des bactéries, ❑ b. est réalisée par les cyanobactéries, ❑ c. est obligatoirement liée à une photolithotrophie.
8. Une fermentation est associée à : ❑ a. une oxydation phophorylante, ❑ b. une transphosphorylation, ❑ c. une photoorganotrophie.
9. Dans les cycles biogéochimiques, les micro-organismes : ❑ a. partagent des voies avec les végétaux, ❑ b. partagent des voies avec les animaux, ❑ c. assurent des voies métaboliques exclusives.
10. Les décomposeurs : ❑ a. réduisent la matière organique, ❑ b. oxydent la matière organique, ❑ c. participent à l'élaboration de l'humus.

Questions de synthèse

Les micro-organismes autotrophes au carbone.
Les micro-organismes autotrophes à l'azote.
Importance écologique des micro-organismes.
Plasmalemme bactérien et métabolisme énergétique.

Analyse de documents

Exercice 9.1 : On teste l'activité de la nitrogénase de nodules de Fabacées en mesurant son aptitude à former de l'éthylène C_2H_4 à partir de l'acétylène C_2H_2. Les nodules sont broyés puis centrifugés. Les bactéroïdes extraits sont cultivés dans un milieu dont on contrôle les paramètres. Le milieu est additionné de leghémoglobine, extraite du nodule. On fournit du succinate comme substrat métabolique. Le milieu est d'abord oxygéné par bullage puis maintenu en anaérobiose. La figure 9.18 consigne les résultats de ce protocole. La charge de la leghémoglobine en dioxygène est mesurée par spectrophotométrie ; la forme oxygénée absorbe les radiations de 538 et 576 nm. L'autre forme, désoxygénée absorbe à 562 nm.

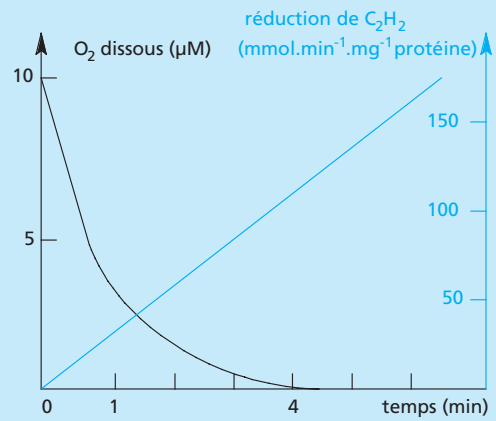


Figure 9.18

1. Analysez ces données.
On travaille sur des bactéroïdes en absence de leghémoglobine. Le milieu est initialement anaérobie, puis, par bullage, on contrôle la pression partielle en dioxygène de 1 à 8 kPa.
On introduit dans le milieu du succinate ou du malate. La figure 9.19 (d'après concours INA (ENSA, 2004)) consigne les résultats.
2. Analysez ces données.

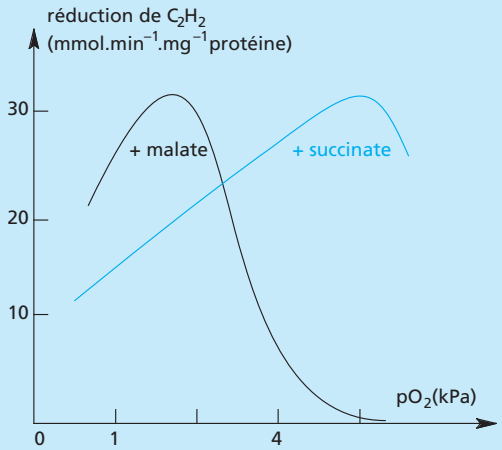


Figure 9.19

Exercice 9.2 : L'Archée *Ferroglobus placidus, F.p,* est une bactérie hyperthermophile anaérobie stricte. On place une culture sur un milieu sans dioxygène, à 65 °C, en présence d'ions nitrites. Les courbes des figures 9.20a et b consignent les variations de concentration de deux composés azotés en fonction du temps. Dans la figure 9.20a la courbe 1 est obtenue avec 150 µg d'extraits cellulaires et 2 mmoles d'ions nitrites. La courbe 2 est obtenue avec 75 µg d'extraits cellulaires et 2 mmol d'ions nitrites. La courbe 3 est celle obtenue sans extraits cellulaires et la courbe 4 est obtenue sans nitrites.
Analysez ces données.

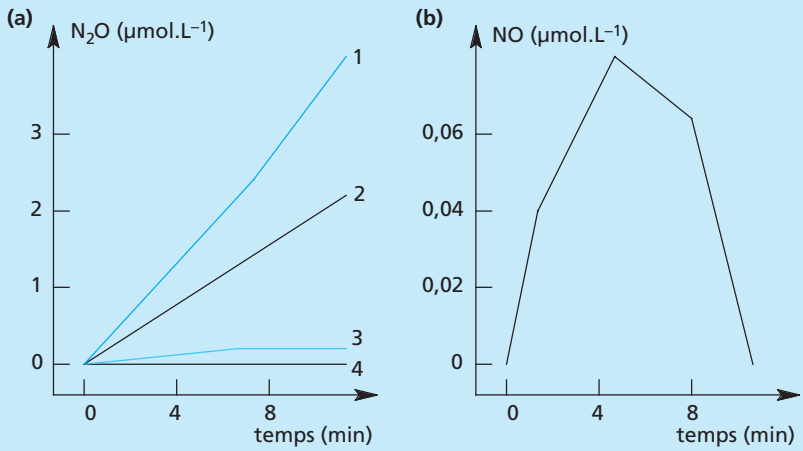


Figure 9.20

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Partie 3

Intégration d'une fonction à l'échelle de l'organisme

Messages et messagers dans les corrélations nerveuses et hormonales

CHAPITRE 10

Plan

10.1 Des corrélations différentes selon la nature du message et la distance entre émetteur et récepteur
10.2 Nature et diversité des messagers et des messages impliqués dans la communication
10.3 Messages et messagers mis en jeu dans la synapse neuromusculaire

Introduction

Un organisme est constitué d'une somme d'organes. Ces derniers ne sont pas isolés les uns des autres. Leur intégration au sein d'un tout, l'organisme, repose sur des liens, des **corrélations**, à l'aide desquelles ils communiquent. C'est le fondement de l'unité d'un organisme.

- Quelles sont ces corrélations ?
- Quelles voies empruntent-elles ?
- Quels messages et messagers impliquent-elles ?

Nous abordons dans ce chapitre les bases de la **communication** animale c'est-à-dire la mise en relation de cellules par le biais d'une information. Nous commencerons par montrer l'existence de divers types de corrélations informatives. Suivra la présentation des divers messages et messagers impliqués. Ce sera l'occasion de définir ces termes clés. Nous compléterons cette étude par l'analyse de la transmission d'un message nerveux au niveau d'une synapse.

10.1 DES CORRÉLATIONS DIFFÉRENTES SELON LA NATURE DU MESSAGE ET LA DISTANCE ENTRE ÉMETTEUR ET RÉCEPTEUR

10.1.1 Corrélations informatives longues

a) La mise en évidence de relations entre organes éloignés

Des animaux exposés à un stress (chat entendant des aboiements, moutons soumis à la tonte) montrent des réponses semblables : augmentation de la fréquence cardiaque, augmentation du rythme ventilatoire, dilatation bronchique… Il en est de même chez l'homme dont la peau devient pâle. Ces réactions sont souvent décrites par les termes anglais de « *fright* (la peur), *fight* (le combat) *and flight* (la fuite) ». Elles correspondent à une mobilisation des organes essentiels pour la sauvegarde. L'organisme est préparé à répondre de façon opportune face à l'urgence. Une analyse plus fine de ces réponses est consignée dans le tableau 10.1. Elle montre l'existence d'un lien entre les organes des sens (qui permettent la prise en compte du danger, de la situation nouvelle) et des organes comme le cœur, les vaisseaux, les muscles ventilatoires, les muscles lisses des bronches, le tissu graisseux, le foie… qui constituent des organes cibles ou des effecteurs, au niveau desquels une réponse est observée. La **communication** sous-entend une mise en relation de deux structures par le biais d'une corrélation informative dont on va préciser les processus. Les chapitres 17, 18 et 19 illustrent également cette notion.

b) Deux types de corrélations informatives longues

Voir *Biologie 1re année*, TP8

Les animaux soumis à un stress fréquent présentent, par rapport à des animaux témoins laissés dans des conditions de calme, une augmentation de la taille de leurs glandes surrénales. L'analyse histologique de ces glandes montre qu'elles comportent deux parties : l'externe ou corticosurrénale entourant l'interne ou médullosurrénale. L'injection d'extraits de chacune de

ces parties, préparés à partir de broyats dans un liquide physiologique, à des animaux sains, provoque une partie des réponses précédentes. Ces deux composantes des surrénales sont donc des organes qui lors d'un stress émettent un messager chimique véhiculé par le milieu intérieur jusqu'aux effecteurs, qui sont les récepteurs du messager. Les surrénales sont des glandes endocrines hormonales. La nature de ces hormones a été établie : il s'agit pour la corticosurrénale d'un glucocorticoïde, le cortisol et pour la médullosurrénale de l'adrénaline, une catécholamine.

TABLEAU 10.1 DIVERSES RÉPONSES ENGENDRÉES PAR UN STRESS.

Tissus et organes	Réponses
Cœur	Augmentation de la fréquence cardiaque Augmentation de la force contractile
Vaisseaux des muscles striés squelettiques et du cœur	Vasodilatation
Vaisseaux de la peau et des viscères abdominaux	Vasoconstriction
Appareil respiratoire	Augmentation du rythme ventilatoire Dilatation bronchique
Tissu adipeux	Lipolyse
Foie	Glycogénolyse Néoglucogenèse

Comment ces glandes sont-elles activées ?

Des animaux dont une partie précise du lobe antérieur de l'hypophyse (figure 10.1) a été détruite montrent une diminution voire un arrêt de l'activité de la corticosurrénale. Il existe donc un lien entre ces deux organes, le premier stimulant le second. Des injections d'extraits d'antéhypophyse rétablissent l'activité corticosurrénalienne. Encore une fois ce lien est établi par une hormone antéhypophysaire, la corticotropine (ou *Adreno-CorticoTropic Hormone* : ACTH). La même question que précédemment se pose, comment l'antéhypophyse est-elle activée ? Mises en culture, les cellules antéhypophysaires ne sécrètent pratiquement pas d'ACTH. L'ajout d'un extrait hypothalamique au milieu d'incubation augmente fortement la libération d'ACTH. Il existe donc un lien humoral par lequel l'hypothalamus agit sur l'antéhypophyse. Il est établi par une neurohormone, la corticolibérine ou encore CRH (*Corticotropin Releasing Hormone*). L'encart 10.1 détaille les corrélations mises en jeu.

ENCART 10.1

L'axe hypothalamo-hypophysaire

La connaissance de la structure de cet axe n'est pas au programme

La figure 10.1a situe l'hypothalamus et l'hypophyse sur la face inférieure de l'encéphale. La coupe sagittale de la figure 10.1b précise les corrélations portées par cet axe. Les centres nerveux supérieurs (les hémisphères cérébraux par exemple) sont reliés par voie nerveuse à deux « noyaux », c'est-à-dire à deux groupes de corps cellulaires neuronaux, situés dans l'hypothalamus. Les axones de ces neurones conduisent des vésicules contenant une hormone, dite neurohormone. Ce messager est libéré par exocytose dans la circulation. Deux voies existent :

– les neurones figurés en noir (figure 10.1b) déversent leur hormone dans les vaisseaux du système porte hypothalamo-hypophysaire. Ces hormones, souvent qualifiées de « libérines », vont agir sur les cellules antéhypophysaires. Ces dernières vont à leur tour libérer une hormone dans la veine hypophysaire ;

– dans la partie postérieure, les neurones figurés en bleu (figure 10.1b) déversent directement leur neurohormone dans la veine hypohysaire. La posthypophyse n'est que le lieu de déversement, elle ne comporte pas de cellules endocrines comme l'antéhypophyse.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Cet axe hypothalamo-hypophysaire est un point clé des corrélations informatives à l'échelle de l'organisme. Il réalise le lien entre les voies nerveuses et les voies hormonales. On le qualifie parfois de « chef d'orchestre » du système neuroendocrinien.

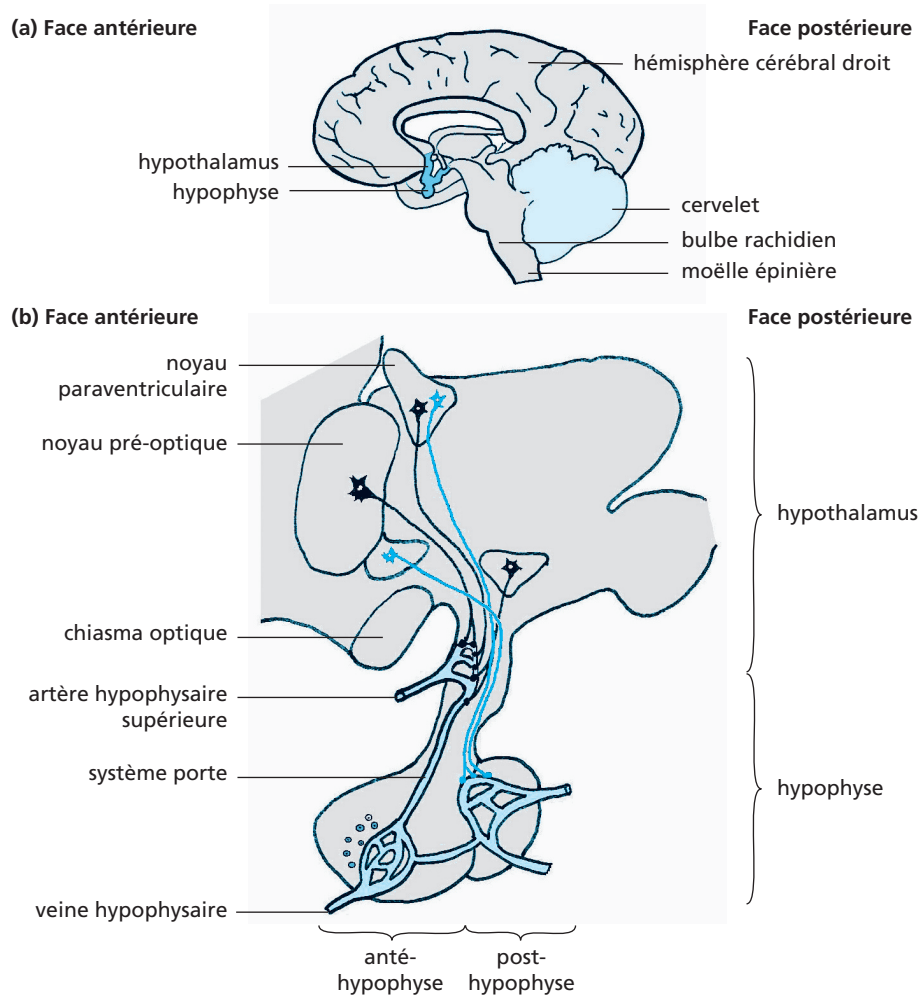


Figure 10.1 Coupe sagittale d'un encéphale humain.
(a) localisation de l'hypothalamus et de l'hypophyse ; **(b)** corrélations au sein de l'axe hypothalamo-hypophysaire.

La figure 10.2 résume les corrélations mises en cause. Le lien entre le système nerveux central et la médullosurrénale est nerveux. Ce sont des voies efférentes du système nerveux orthosympathique (encart 10.2) et notamment une branche du nerf splanchnique qui sont impliquées.

La figure 10.2 fait donc apparaître deux types de corrélations à longue distance, les corrélations hormonales dans lesquelles le messager chimique, une hormone, est véhiculé par le sang et les corrélations nerveuses, dans lesquelles le messager emprunte des nerfs. Les deux types de voies peuvent collaborer à la même réponse globale. L'encart 10.3 consigne la méthode d'étude couramment suivie dans l'analyse d'une corrélation.

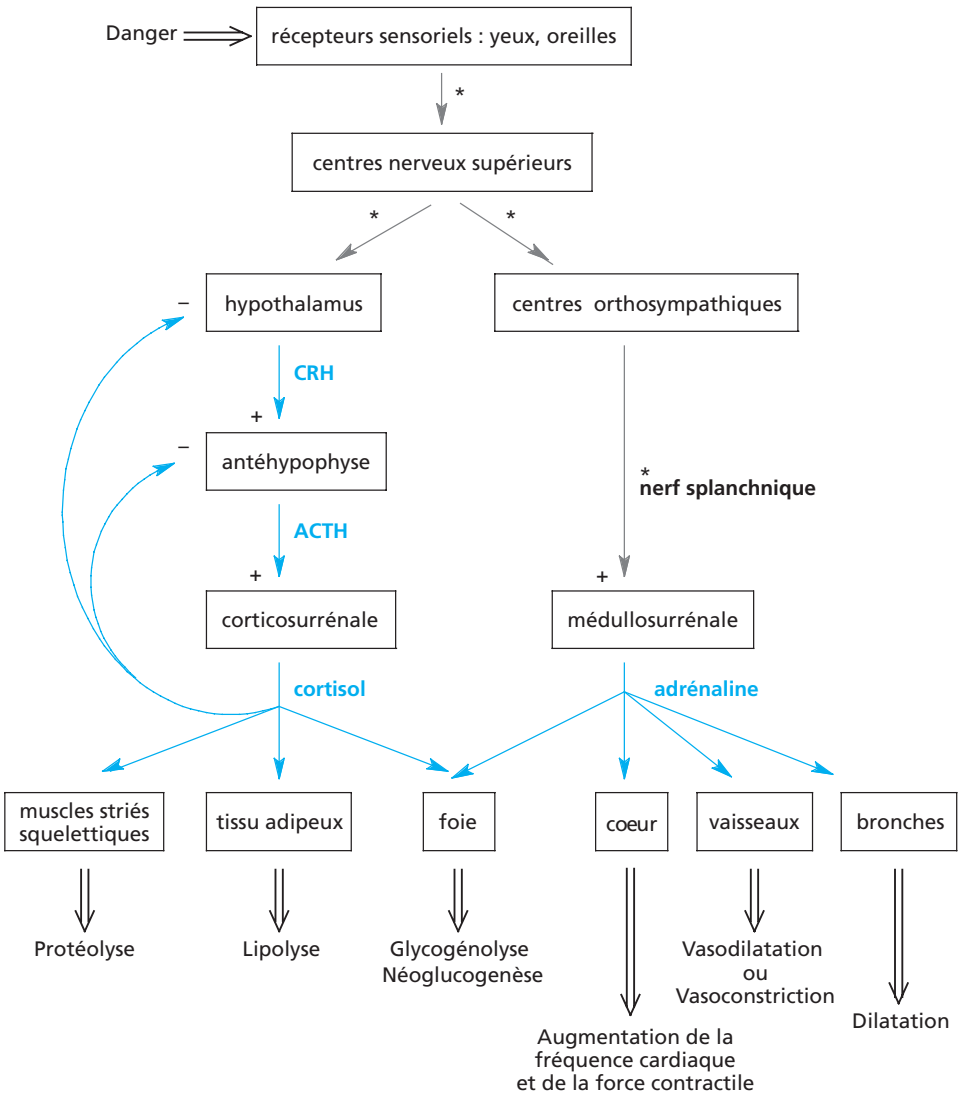


Figure 10.2 Diverses corrélations mises en jeu dans une réponse à un stress.

Les corrélations nerveuses sont illustrées par des flèches simples de couleur grise, les corrélations hormonales par des flèches simples de couleur bleue. Les messagers nerveux sont indiqués par le symbole * et les messagers chimiques écrits en bleu. L'action en retour du cortisol permet de réguler la corrélation.

ENCART 10.2

Les subdivisions du système nerveux

Le système nerveux peut être subdivisé selon plusieurs critères.

L'anatomie permet de distinguer deux parties :

• le système nerveux central, situé en profondeur, au cœur de l'organisme. Deux pièces le composent, encéphale et moelle épinière. C'est lui qui sert de référence quand on qualifie le sens de l'influx nerveux. On parle d'influx centripète ou encore sensitif, dirigé vers le centre, conduit par les voies afférentes et d'influx centrifuge (moteur) conduit par les voies efférentes ;

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

• le système nerveux périphérique, constitué par les nerfs crâniens et rachidiens et les organes sensoriels.

La physiologie établit une autre distinction :

• le système nerveux somatique, dont les voies efférentes, directes, innervent les seuls muscles striés squelettiques ;

• le système nerveux végétatif, dont les voies efférentes comportent un ganglion et innervent tous les autres organes. Ce dernier, encore nommé système nerveux autonome est lui-même subdivisé en système nerveux parasympathique et en système nerveux orthosympathique (ou sympathique). Nous verrons leur organisation et leurs fonctions dans les chapitres 17, 18 et 19.

ENCART 10.3

Démarche suivie dans l'analyse d'une corrélation



Nous nous appuyons sur un exemple précis pour présenter cette démarche.

1. Souvent la découverte d'un lien entre organes commence par l'observation de symptômes d'une maladie. Les malades atteints de « diabète insipide » émettent une urine très abondante et très diluée. Il s'agit d'un dysfonctionnement rénal dans lequel la réabsorption de l'eau par le tubule collecteur du néphron n'a pas lieu.

Chez certains de ces patients, on note parallèlement une atteinte d'une partie où de la totalité du noyau hypothalamique paraventriculaire (figure 10.1b). Cela suggère l'existence d'un lien entre ce noyau et le rein, deux structures topographiquement éloignées. Il faut le vérifier.

2. Chez un animal sain, on détruit tout ou partie du noyau paraventriculaire. Les symptômes décrits ci-dessus apparaissent. Le lien est confirmé. De plus, la stimulation de cette zone hypothalamique chez un animal sain modifie la réabsorption rénale d'eau. C'est une autre preuve. De quelle nature est ce lien ?

3. Comme on connaît l'existence de deux types de corrélations, on en supprime une, la plus facile à abolir techniquement. Chez un animal sain, on procède à la section de tous les nerfs en relation avec les reins (on parle d'énervation). Les symptômes décrits ci-dessus n'apparaissent pas. Le lien essentiel entre hypothalamus et rein n'est pas nerveux (un lien nerveux peut exister, mais il n'est pas fondamental dans cette corrélation). C'est donc certainement un lien hormonal que l'on doit vérifier.

4. On prépare un extrait de noyau paraventriculaire. Il s'agit du filtrat d'un broyat de cette région dans un liquide physiologique. L'injection régulière de cet extrait à l'animal dont cette région avait été lésée supprime les symptômes. L'extrait comporte donc une ou plusieurs substances actives (on parle encore parfois de principe actif) qui rétablissent une fonction rénale correcte. Dans un organisme sain, la corrélation essentielle établie entre l'hypothalamus et le rein fait intervenir un messager chimique, une hormone sécrétée par les neurones hypothalamiques, une neurohormone.

5. L'étape suivante consiste à isoler ce messager et à l'analyser. Dans ce cas, il s'agit d'un peptide nommé ADH (pour hormone antidiurétique). Cette hormone est déversée dans la veine hypophysaire au niveau de la posthypophyse.

10.1.2 Divers types de corrélations à messager chimique en fonction de l'éloignement de la cible

Nous nous limitons aux messagers chimiques. Les hormones évoquées dans le § 10.1.1 établissent une **communication** entre organes topographiquement distincts, éloignés. Cela justifie la qualification de corrélations à longue distance ou encore **endocrine**. Le messager agit sur une cible éloignée de son lieu d'émission. Une **hormone** est un messager chimique, synthétisé par une glande endocrine hormonale spécifique et secrété dans le milieu intérieur en réponse à des stimuli donnés. Elle est alors prise en charge et transportée par le sang jusqu'à des cellules cibles où elle se lie à des récepteurs, ce qui induit une réponse. La concentration sanguine d'une hormone est très faible, de l'ordre de 10^{-8} mol.L^{-1}.

Dans le programme de première année, nous avons vu que l'harmonie de développement embryonnaire reposait sur des corrélations à courte distance, entre les cellules inductrices et les

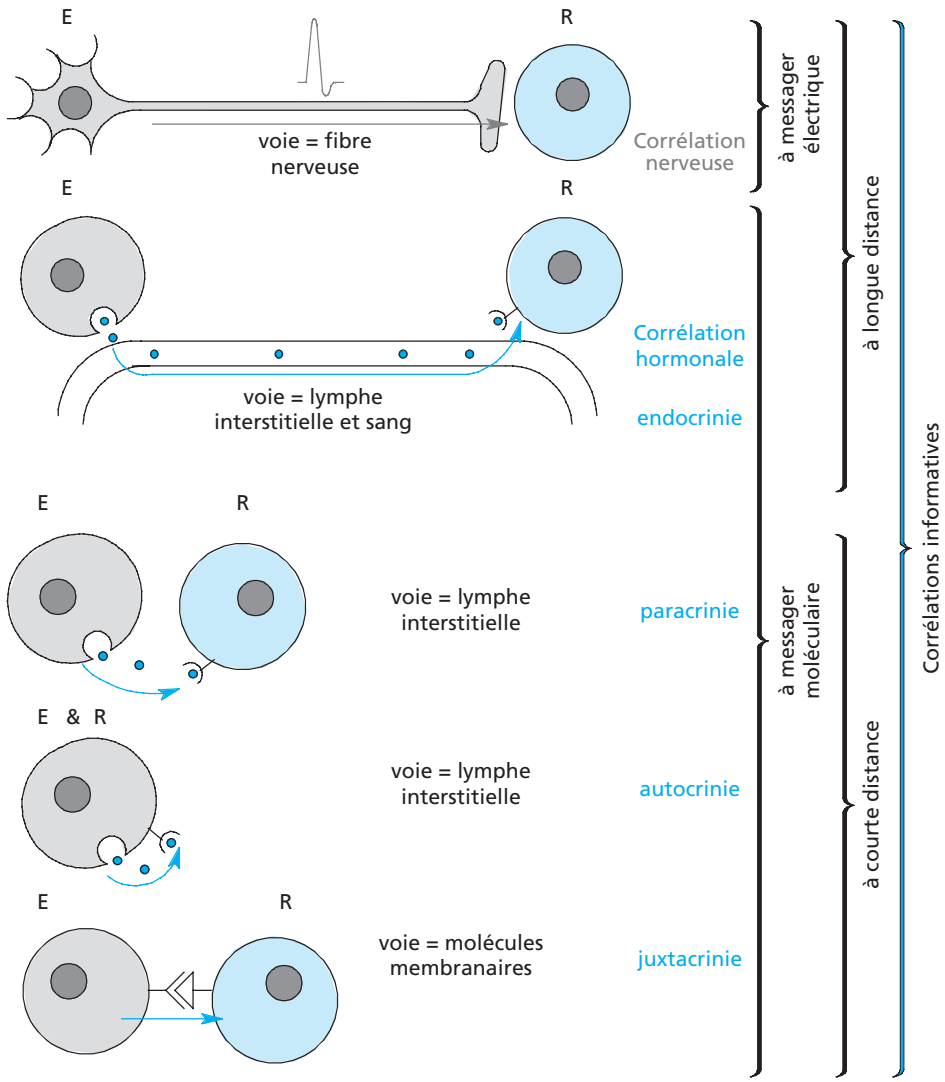


Figure 10.3 Divers types de corrélations en fonction de l'éloignement de l'émetteur et du récepteur.
E : émetteur de messages ; R : récepteur de messages.

cibles induites. On parle de **corrélation paracrine**. Le messager diffuse dans les espaces intercellulaires de l'embryon et agit sur une cible proche de son lieu de sécrétion.

Nous verrons dans le paragraphe 10.2 ainsi que dans le chapitre 14 et le TP5 que la transmission de l'influx nerveux repose souvent sur une corrélation paracrine. Les éicosanoïdes interviennent souvent en tant que paracrines. L'oxyde nitrique NO (chapitre 18 § 18.1.2b) et l'adénosine (chapitre 19 § 19.1.2c) sont aussi des messagers paracrines.

Enfin, le messager chimique peut aussi agir sur la cellule qui l'a libéré, qui est à la fois émettrice et réceptrice du message. Une telle corrélation, courte, est qualifiée d'**autocrinie**. Remarquons que souvent un messager peut être à la fois paracrine et autocrine, c'est le cas des prostaglandines. Des tels exemples sont également trouvés dans les réponses immunitaires. La figure 10.3 résume les divers types de corrélations informatives abordées ici. Les messa-

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 12, § 12.2.4c

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 2, § 2.3.4d

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

gers autocrine et paracrine ont une durée de vie plus courte que les hormones. Ceci est illustré dans le paragraphe 10.3.4.
Enfin, il y a un autre mode de communication, la **juxtacrinie,** où deux cellules voisines communiquent par la liaison de leurs récepteurs membranaires. Le développement embryonnaire, les processus immunitaires, dans lesquels des phénomènes de reconnaissance intercellulaires sont fréquents, mettent en jeu un tel dispositif.

***Remarques* :**

– Une **corrélation** désigne un lien, associant des parties topographiquement distinctes de l'organisme, organes éloignés ou cellules proches. Nous avons abordé ici des corrélations informatives, qui établissent une communication intercellulaire. Les corrélations trophiques dans lesquelles des nutriments sont transportés d'un organe à l'autre (intestin vers foie, foie vers diverses cellules…) par le milieu intérieur constituent un autre type de corrélation. Le chapitre 3 expose de tels liens établis par la circulation des sèves chez les Angiospermes.

– Une **glande endocrine** déverse ses produits dans le milieu intérieur sans intervention d'un canal excréteur. Les glandes hormonales sont donc toujours des glandes endocrines. L'inverse n'est pas vrai : le foie, quand il libère du glucose dans le sang pour réguler la glycémie se comporte bien en tant que glande endocrine. Le glucose est déversé dans le milieu intérieur sans passer par un canal excréteur. Cependant, dans ce cas, le foie ne peut être considéré comme une glande hormonale, le glucose n'est pas un messager. Cette corrélation est trophique et non informative.

10.2 NATURE ET DIVERSITÉ DES MESSAGERS ET DES MESSAGES IMPLIQUÉS DANS LA COMMUNICATION

10.2.1 Messagers et messages nerveux et hormonaux

La communication établie au paragraphe 10.1 repose sur des messages. Un **message** est une **information** (un ensemble de signaux), organisée selon un code, et transportée d'un émetteur à un récepteur. Le **messager** est le support d'un message.
Une hormone, une substance paracrine ou autocrine sont donc des messagers. La concentration de ces substances, qui varie en fonction de la stimulation reçue par la cellule émettrice, détermine l'amplitude de la réponse. Elle constitue le message chimique, **codé en concentration** (figure 10.4).

Voir chapitre 12, § 12.2.1b

Un enregistrement à l'aide de microélectrodes reliées à un oscilloscope est réalisé sur une fibre nerveuse stimulée. Il montre une variation de la différence de potentiel transmembranaire en fonction du temps. Cette courbe élémentaire, nommée potentiel d'action, constitue le messager nerveux, de nature électrique. Un enregistrement prolongé, utilisant une échelle de temps plus grande montre une succession de potentiels d'action, ou train d'ondes, dont la fréquence varie en fonction de l'amplitude de la stimulation. Le message ou influx nerveux est donc **codé en fréquence** (figure 10.4). Cet aspect est précisé dans le chapitre 12.

Voir chapitre 12, § 12.3.3c

Nous allons voir que le message nerveux comporte en fait deux composantes.

10.2.2 Les corrélations nerveuses font aussi intervenir des messagers chimiques : les neurotransmetteurs

a) Les synapses, jonctions entre une cellule nerveuse et une cellule voisine

Des protocoles très anciens avaient montré que la stimulation électrique d'un nerf entraîne la contraction du muscle squelettique qui lui est rattaché. Cependant, pendant longtemps, faute de moyens d'observation appropriés, la nature exacte de la relation structurale entre les terminaisons des cellules nerveuses et les cellules musculaires est restée méconnue. Il en était de même

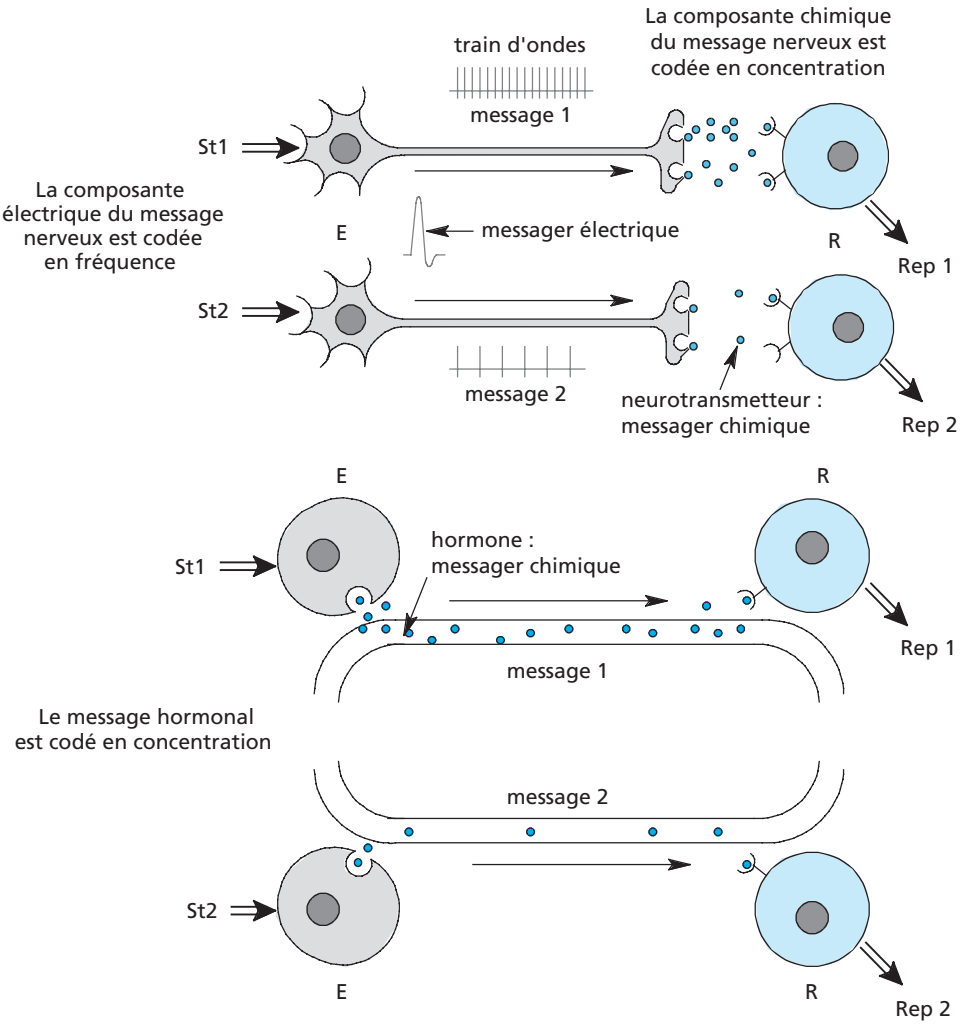


Figure 10.4 Messages et messagers nerveux et hormonaux.
St : stimulation ; Rep : réponse. E : émetteur de messages. R : récepteur de messages. Notez que le message nerveux comporte une composante électrique codée en fréquence et une composante chimique, codée en concentration de neurotransmetteur.

pour les relations entre neurones. De nombreux auteurs envisageaient un tissu nerveux organisé selon un réseau continu, depuis les centres nerveux jusqu'aux effecteurs. C'est au début des années 1900 que les travaux de Cajal, neurophysiologiste espagnol, montrèrent sans ambiguïté que le système nerveux était constitué d'unités cellulaires, les neurones. Cette relation de contiguïté clairement établie l'amena à poser le problème de la liaison entre des cellules contiguës séparées par un espace de plusieurs dizaines de nm. La structure impliquée dans cette relation, nommée synapse (du grec *syn* = ensemble et *haptein* = toucher, c'est-à-dire connexion), ne fut clairement établie qu'à l'aide de la microscopie électronique (figure 10.8). Une synapse chimique (ce qualificatif est justifié dans le paragraphe suivant) comporte les trois composantes décrites dans la figure 10.8.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

b) Le message nerveux fait intervenir des messagers chimiques

Cette relation de contiguïté, matérialisée par une synapse, pose le problème de la transmission du message entre deux cellules séparées par un espace. Ce dernier constitue un hiatus qu'un signal électrique ne peut franchir. Comment le message nerveux est-il transmis à ce niveau ? Au début du XXe siècle, les travaux d'Otto Loewi, couronnés par un prix Nobel en 1936, apportèrent une réponse. Le montage de la figure 10.5 décrit une variante de ses expériences. Deux cœurs isolés de grenouille sont reliés par une perfusion de liquide physiologique de Ringer. La pointe de chaque cœur est reliée à un cardiographe à balancier. O est l'axe de rotation et F un point fixe. Les deux cœurs battent, ce qui met en évidence leur automatisme. À l'instant t_1 une stimulation répétée est portée sur le nerf X, ou nerf pneumogastrique du cœur A. On note une réponse rapide du cœur A : la fréquence de ses battements ralentit jusqu'à devenir nulle. Le nerf X est engagé dans un système qui diminue la fréquence des battements. On note également une réponse différée du cœur B. Or, ce dernier n'est pas relié au nerf stimulé. Seul, un lien liquide, établi par la perfusion, existe entre les deux cœurs. La communication ne peut donc être réalisée que par une substance véhiculée par le liquide de perfusion. Cette substance est libérée par les terminaisons nerveuses du nerf X. Elle agit sur les cellules du cœur A et, après avoir été transportée, sur les cellules du cœur B. Pour la première fois on montrait que les cellules nerveuses libéraient un messager chimique, qu'elles se comportaient donc comme des cellules sécrétrices. Une corrélation nerveuse fait donc intervenir un message électrique ou influx nerveux, transporté par la membrane plasmique de l'axone puis un message chimique, matérialisé par une substance, ou **neurotransmetteur,** libérée en quantité déterminée au niveau de l'espace synaptique. La substance mise en jeu dans le ralentissement de la fréquence cardiaque fut identifiée plus tard comme étant de l'acétylcholine.

Voir chapitre 17

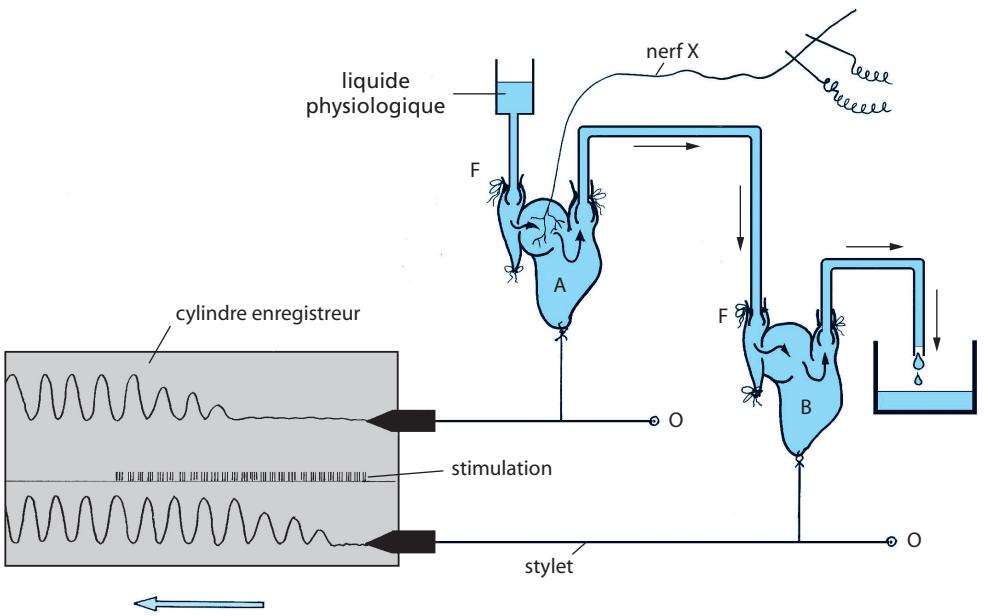


Figure 10.5 Protocole modifié utilisé par O. Loewi.

Le dépôt d'acétylcholine sur la membrane postsynaptique d'une jonction neuromusculaire provoque une réponse, à savoir la contraction des cellules musculaires. D'autres protocoles montrant sa présence dans les vésicules synaptiques et dans l'espace synaptique à la suite

d'une stimulation présynaptique confirment sa nature de neurotransmetteur. Le fonctionnement de cette synapse, détaillé dans le paragraphe 10.3, fait intervenir un messager chimique qui diffuse du côté présynaptique au côté post-synaptique. Il s'agit d'une substance de type paracrine. Les corrélations nerveuses font donc intervenir deux types de messagers, électrique et chimique. L'encart 10.4 illustre la diversité chimique des neurotransmetteurs.

ENCART 10.4

Les neurotransmetteurs

À la suite de la découverte du premier neurotransmetteur, l'acétylcholine, bien d'autres substances ont été identifiées en tant que tel. On en connaît aujourd'hui plus d'une centaine, avec en particulier des molécules comme l'ATP, le NO voire même le CO, qui pourrait être un neurotransmetteur impliqué dans l'apprentissage. Les techniques très fines mises au point permettent actuellement de faire une véritable cartographie de leur localisation dans le système nerveux. Elles permettent de mieux comprendre son fonctionnement et de mettre au point certains traitements pharmacologiques. Le tableau 10.2 recense quelques-unes de ces substances et la figure 10.6 présente la formule de messagers dont nous reparlerons souvent par la suite.

Tableau 10.2 Diverses catégories de neurotransmetteurs.

Famille chimique	Neurotransmetteurs	Quelques propriétés
–	Acétylcholine (ACh)	Neurotransmetteur final des voies efférentes parasympathiques
Amines biogènes	Catécholamines (noradrénaline, adrénaline et dopamine), sérotonine et histamine	Noradrénaline et adrénaline messagers du système orthosympathique Dérivés d'acides aminés
Acides aminés	Glycine, glutamate, aspartate et GABA (acide gamma-amino-butyrique)	GABA : neurotransmetteur souvent engagé dans des synapses inhibitrices
Nucléosides et nucléotides purinergiques	Adénosine, AMP, ADP et ATP	Notez la diversité des rôles de ces composés : rôle énergétique, constituants de molécules informatives…
Peptides, encore nommés neuropeptides	Thyréolibérine (TRH), CRH, cholécystokinine (CCK) enképhalines	Les récepteurs des enképhalines sont la cible de médicaments opiacés comme la morphine. Ces neurotransmetteurs interviendraient dans de nombreux contrôles, dont celui de la douleur

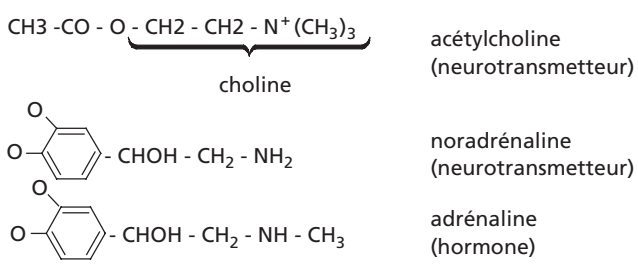


Figure 10.6 Formules de quelques messagers.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.4.2

Voir chapitre 17, § 17.2.2b

***Remarque* :** une telle synapse, qui met en jeu un messager chimique ou neurotransmetteur est qualifiée de **synapse chimique**. Il existe aussi des **synapses électriques**. Ces structures réalisées par des jonctions communicantes permettent le passage direct d'un potentiel d'action d'une cellule à la suivante. Ces jonctions réalisent un couplage électrique entre les deux cellules. De telles structures unissent des cellules nerveuses de divers invertébrés. On retrouve aussi ce type de communication entre les cellules du myocarde.

Les synapses représentent une catégorie de jonctions cellulaires.

10.2.3 Le transport des messages

Les hormones sont prises en charge par le sang, tissu liquide, mobilisable. C'est sa mise en mouvement qui permet de les acheminer à proximité de leur cible. Le plasma, phase liquide du sang, est principalement constitué d'eau. C'est un compartiment liquidien extracellulaire majeur dans l'organisme. Les hormones hydrosolubles sont pour la plupart transportées à l'état libre, dissoutes dans l'eau du plasma. Les hormones thyroïdiennes et stéroïdes, lipophobes, sont prises en charge par un transporteur protéique du sang (une globuline ou l'albumine). Cette association est régie par l'équilibre de la réaction (10.1). Lorsque l'hormone est libérée dans le milieu intérieur, elle est prise en charge selon le sens 1 de la réaction. Au contact de la cible, elle est libérée de son transporteur (sens 2).

$$T + H \underset{2}{\overset{1}{\rightleftharpoons}} T - H \qquad (10.1)$$

***Remarque* :** la distinction précédente n'est pas absolue. Des hormones protidiques peuvent être prises en charge par des transporteurs. C'est le cas de l'insuline.

Quant au message nerveux, nous verrons au chapitre 12 qu'il est véhiculé par la membrane plasmique du neurone. C'est une structure cellulaire, et non pas un fluide extracellulaire, qui permet au messager de franchir la grande distance qui sépare le lieu d'émission du message de celui de sa réception (figures 10.3 et 10.4). Ceci est à relier à la morphologie tout à fait particulière des cellules nerveuses. Certaines fibres du nerf sciatique chez l'homme sont des prolongements cytoplasmiques qui partent de la base de la moelle épinière pour rejoindre les orteils, soit une distance d'environ 1 m !

C'est la diffusion dans le milieu intérieur qui réalise le transport des messagers chimiques paracrines et autocrines.

Il existe donc deux grands types de messagers selon leur nature : électrique (potentiel d'action) et chimique (diverses substances). Le message électrique est codé en fréquence, le message chimique en concentration.

Un messager électrique établit en général une corrélation longue. Selon la portée des messagers chimiques, on distingue des messagers hormonaux, transportés à longue distance par le milieu intérieur, des messagers paracrines et autocrines qui agissent sur des cibles situées à proximité du lieu d'émission.

Les corrélations informatives à longue distance sont donc de deux types, nerveuses et hormonales. Elles ne représentent pas deux voies indépendantes. Une même réponse peut faire intervenir les deux types de messages. Voies nerveuses et hormonales sont couplées au niveau du complexe hypothalamo-hypophysaire.

Enfin, une communication, quelles que soient sa nature et sa portée, fait constamment intervenir les éléments illustrés par la figure 10.7. Certaines précautions de vocabulaire sont indispensables : un émetteur est aussi un récepteur de stimulus. Lorsque le terme de récepteur est employé seul, on sous-entend en général qu'il s'agit d'un récepteur de messagers.

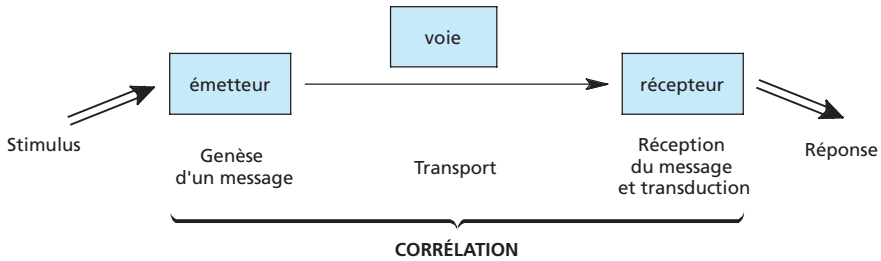


Figure 10.7 Divers éléments impliqués dans une communication.

Nous terminons cette présentation de la communication par l'analyse d'un exemple.

10.3 MESSAGES ET MESSAGERS MIS EN JEU DANS LA SYNAPSE NEUROMUSCULAIRE

10.3.1 La structure de la synapse ou jonction neuromusculaire

La figure 10.8 détaille une telle structure. De nombreuses vésicules présynaptiques contiennent le neurotransmetteur, l'acétylcholine en l'occurrence. Elles sont alignées selon des doubles rangées au niveau d'une légère dépression de la membrane présynaptique qualifiée de zone active. Le côté présynaptique comporte également des mitochondries et un cytosquelette abondant.

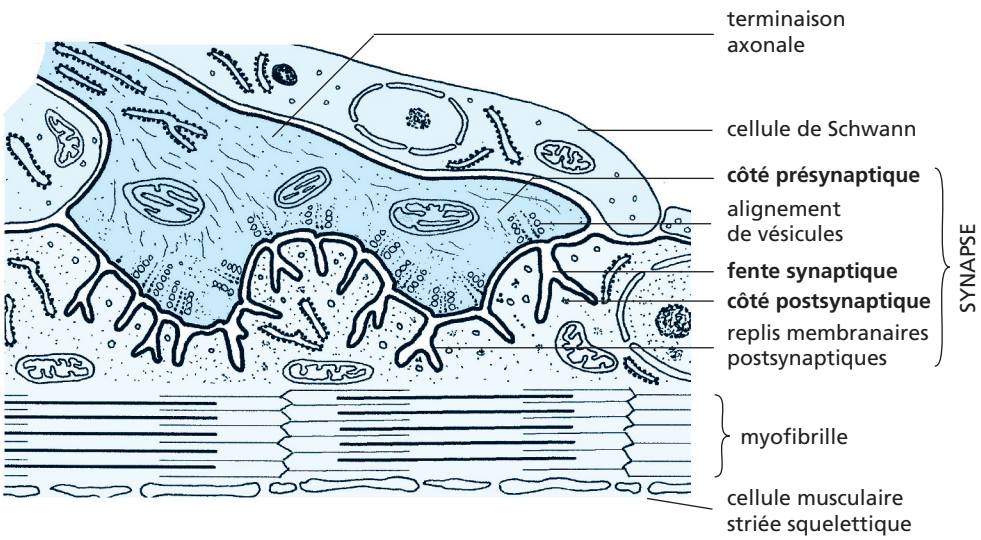


Figure 10.8 Organisation d'une synapse neuromusculaire.
En gras, les trois composants de toute synapse chimique.

L'espace synaptique, d'une trentaine de nm, comporte une abondante matrice formée notamment par les basales des deux types cellulaires.

Le côté postsynaptique montre des replis membranaires nombreux, caractéristiques d'une jonction neuromusculaire. La membrane postsynaptique apparaît souvent épaissie, ce que l'on met en relation avec la présence de récepteurs. La surface membranaire augmentée par les replis permet de supporter un nombre important de récepteurs.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Une **synapse chimique** montre donc une polarisation structurale, doublée d'une polarisation fonctionnelle montrée par la suite.

10.3.2 Les événements présynaptiques du fonctionnement de la synapse neuromusculaire

a) Le signal calcium présynaptique

De nombreux protocoles permettant d'établir le fonctionnement de cette synapse utilisent des préparations constituées d'une fibre nerveuse et de la cellule musculaire reliée.

Une stimulation efficace (supraliminaire) de la fibre nerveuse entraîne la contraction de la cellule musculaire.

La même stimulation n'entraîne aucune réponse postsynaptique si le liquide physiologique dans lequel baigne la préparation est dépourvu d'ions Ca^{2+}. Cependant, un potentiel d'action présynaptique est toujours observé. Le message nerveux présynaptique n'est donc pas aboli. C'est la suite des processus, la transmission du message et/ou sa transduction par la cellule effectrice qui nécessite la présence d'ions Ca^{2+} dans le milieu extracellulaire.

On peut montrer la présence de calcium et mesurer sa concentration dans un compartiment en injectant dans celui-ci du fura 2. Cette substance est capable de complexer les ions Ca^{2+}. De plus, lorsque la préparation est soumise à une lumière de longueur d'onde précise, ce composé émet une fluorescence dont l'intensité est proportionnelle à la concentration en ions Ca^{2+}. Une stimulation supraliminaire présynaptique entraîne une émission fluorescente de la part du fura 2 injecté dans le bouton synaptique. De plus, si la stimulation est plus forte, l'intensité de l'émission augmente. Cette méthode révèle également que l'élévation de la concentration en ions Ca^{2+} libres est très forte au niveau des zones actives. D'où vient ce calcium ?

Des techniques d'électrophysiologie développées plus loin (chapitre 12) montrent que la stimulation présynaptique s'accompagne d'un courant entrant. L'utilisation de substances inhibitrices de ces courants atteste d'un influx d'ions Ca^{2+}. Des ions Co^{2+} ou Cd^{2+} appliqués sur la face externe de la membrane présynaptique n'annulent pas le potentiel d'action présynaptique, mais ils abolissent la réponse de la cible. Or ces substances bloquent le fonctionnement des canaux à Ca^{2+} voltage dépendants (canaux qui s'ouvrent sous l'influence d'une différence de potentiel). Nous savons de plus que la concentration en ions Ca^{2+} est beaucoup plus élevée dans le milieu extracellulaire que dans la cellule. Nous pouvons donc résumer les faits précédents par la suite d'événements présentés par la figure 10.9. Les particules de la membrane présynaptique jouxtant les doubles rangées de vésicules (zones actives) sont très certainement les canaux à Ca^{2+} voltage dépendants.

Comment agit le signal calcium ?

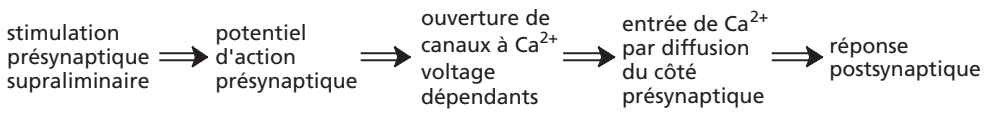


Figure 10.9 Suite des événements présynaptiques.

b) La libération du neurotransmetteur par exocytose des vésicules présynaptiques

Les électronographies de synapses chimiques montrent des figures cytotiques, dites en « oméga » affectant la membrane présynaptique (figure 10.10). Des images de cryofractures de cette membrane montrent également des « trous » ou alvéoles localisés au niveau des zones actives lorsque la synapse a été au préalable stimulée (figure 10.10). Ces derniers sont interprétés comme résultant de la fusion de la membrane présynaptique avec celle de vésicules. S'agit-il d'une exocytose ou d'une endocytose ? La capacité, paramètre électrique, peut être mesurée au niveau d'une membrane. Celle de la membrane présynaptique augmente à la suite d'une stimulation. Or, cette valeur est directement liée à la surface membranaire. Les

membranes des vésicules exocytées s'ajouteraient à la membrane présynaptique préexistante et la stimulation s'accompagnerait d'une exocytose. Ce serait le mode de libération du neurotransmetteur dans l'espace synaptique. La fixation du neurotransmetteur sur les récepteurs de la membrane postsynaptique voisine fait de ce messager un paracrine.

Ce processus de la théorie vésiculaire est le modèle le plus couramment admis dans lequel la libération du neurotransmetteur est réalisée par une exocytose de vésicules présynaptiques. Certains auteurs proposent un autre modèle, dans lequel le neurotransmetteur présent à l'état libre dans le cytosol présynaptique diffuse par des canaux de la membrane présynaptique. Même s'il manque encore des preuves, les diverses publications plaident en faveur d'une libération par exocytose.

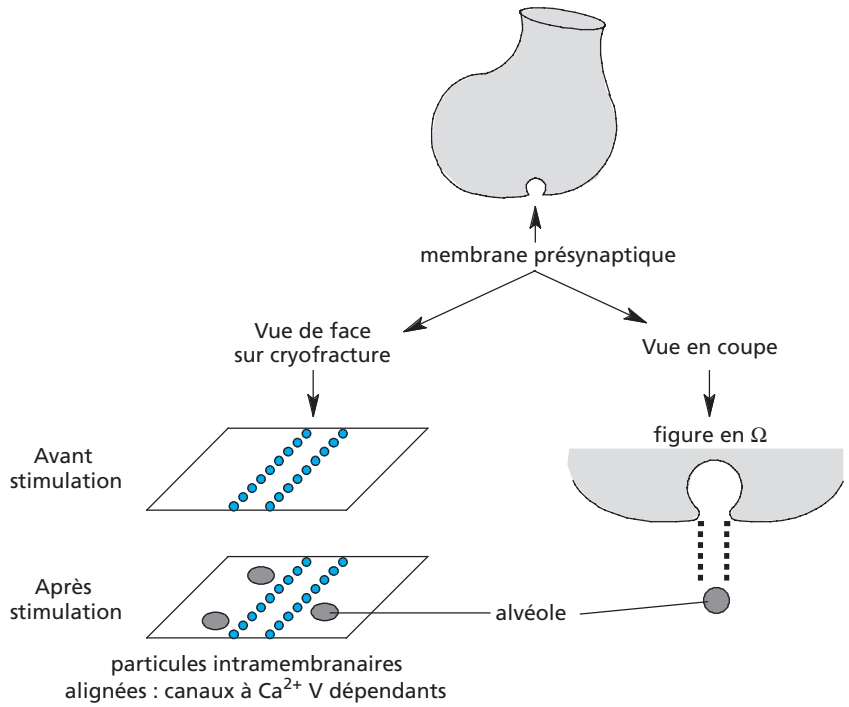


Figure 10.10 Figures cytotiques observées au niveau de la membrane présynaptique.

c) Un modèle d'exocytose faisant intervenir diverses protéines

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.6

Comment se réalise l'exocytose ? Là encore, de nombreuses zones d'ombre subsistent. Peut-on appliquer le modèle « SNARE » établi pour le trafic intracellulaire des cellules eucaryotes. Ce modèle qui semblait convenir pour l'exocytose synaptique a dû être adapté. Les schémas de la figure 10.11 en résument les principales étapes.

La préparation de la fusion des membranes vésiculaire et plasmique est réalisée par la formation d'un complexe de préfusion : v SNARE et t SNARE s'associent lors d'une réaction catalysée par des SNAPs et le NSF en présence d'ATP.

Les canaux à Ca^{2+} voltage dépendants s'ouvrent sous l'influence du potentiel présynaptique. Les ions Ca^{2+} entrent par diffusion et vont se fixer sur une v SNARE, la synaptotagmine. Cette fixation entraînerait la déstabilisation du complexe v SNARE/t SNARE puis la fusion membranaire. Cette présentation est très schématique. De nombreuses autres protéines interviendraient dans le contrôle de ce processus.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

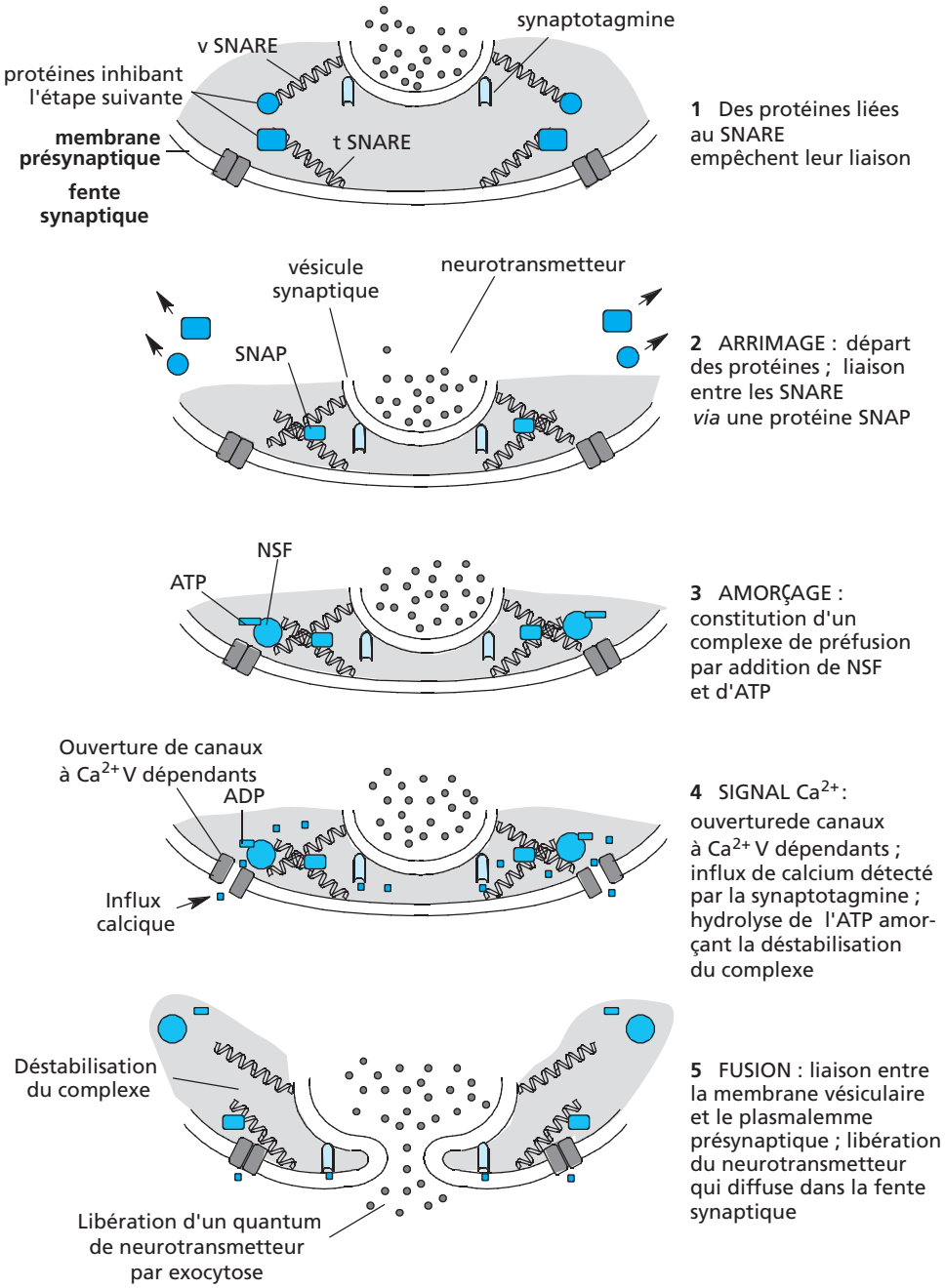


Figure 10.11 Étapes conduisant du recrutement des vésicules à leur exocytose.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 1, § 1.4.3 et chapitre 3, § 3.2.6b

L'exocytose est contrebalancée par une endocytose associée au recyclage des vésicules synaptiques. La figure 10.12 en résume les principales étapes. Notons que l'endocytose s'accompagne de la formation de vésicules recouvertes qui s'incorporent pendant un temps à un endosome, sorte de réserve membranaire. L'acheminement par le cytosquelette de nouvelles vésicules vides formées dans le corps cellulaire est également signalé.

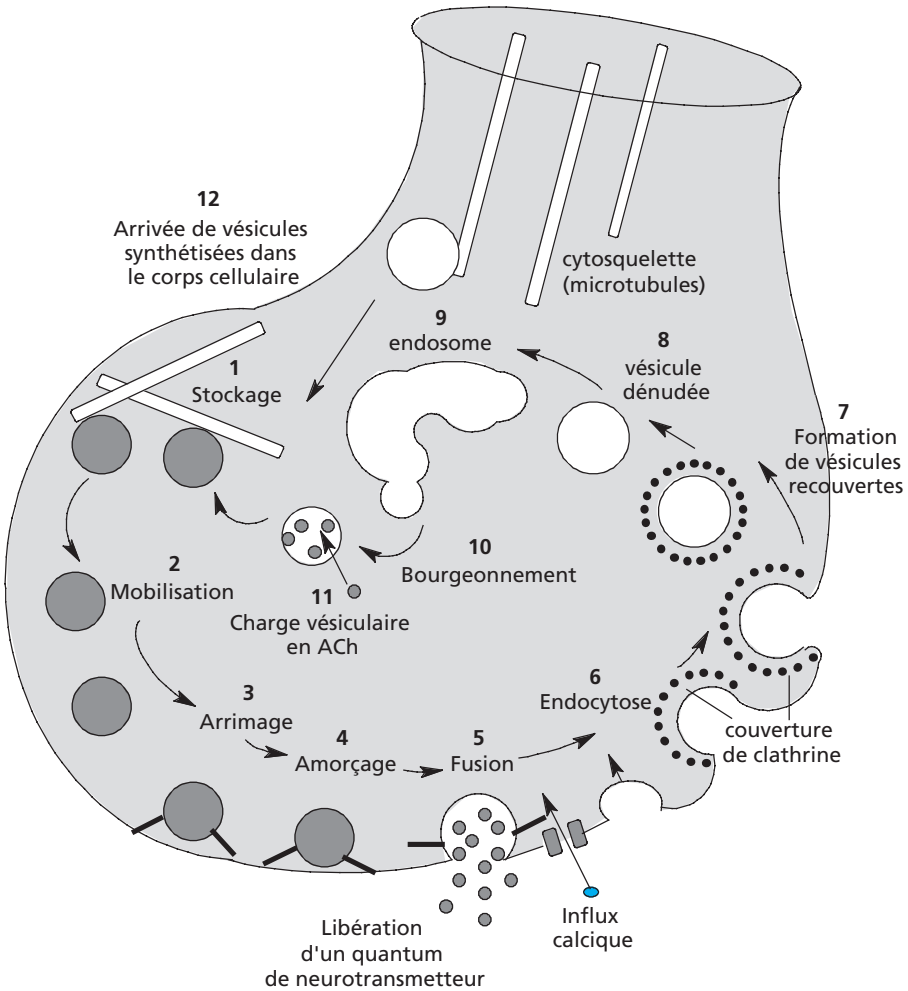


Figure 10.12 Cycle des vésicules présynaptiques.

d) La libération quantique de neurotansmetteur

➤ Les réponses électriques postsynaptiques PPM, PPSE, PPMm

L'enregistrement d'une réponse électrique postsynaptique est réalisé par des microélectrodes reliées à un oscilloscope. Une des deux microélectrodes est implantée dans, ou à proximité de la synapse. Si la stimulation présynaptique est suffisante, on enregistre la courbe de la figure 10.13a. C'est un potentiel d'action musculaire dont la partie initiale comporte le potentiel électrotonique qui lui a donné naissance, c'est-à-dire un PPSE (ou potentiel postsynaptique

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

excitateur), nommé encore dans ce cas-là potentiel de plaque motrice ou PPM. Son amplitude est de quelques dizaines de mV. Ces notions seront reprises lors du chapitre 12. Si l'enregistrement est réalisé plus loin de la synapse, on obtient la courbe de la figure 10.13b. Dans ce cas, l'éloignement cause l'annulation du potentiel électrotonique. On ne l'observe plus au début du tracé du potentiel d'action musculaire.

En absence de toute stimulation présynaptique, à l'aide d'électrodes implantées au niveau de la membrane postsynaptique, on enregistre de petites différences de potentiel, spontanées, irrégulières. Elles présentent le même décours que les PPM. Elles sont aussi annulées, comme les PPM, par le curare, une substance qui bloque la transmission synaptique en agissant du côté postsynaptique. Cependant, leur amplitude est très inférieure à celle des PPM, moins de 1 mV contre 40 à 50 mV. À cause de ces caractéristiques on les nomme potentiels de plaque motrice miniatures, PPMm (figure 10.13c).

À quoi sont-ils dûs ? Que représentent-ils ?

➤ La relation entre les PPMm et la libération de neurotransmetteur

Une difficulté majeure de cette étude électrophysiologique réside dans le fait que les électrodes implantées dans la région synaptique sont délogées par la contraction de la cellule musculaire lors d'une stimulation présynaptique efficace. Pour minimiser cet inconvénient, on peut abaisser la concentration en calcium du liquide physiologique dans lequel baigne la préparation. Cette diminution réduit la libération de neurotransmetteur et diminue la réponse postsynaptique. On enregistre alors des potentiels postsynaptiques qualifiés d'évoqués (figure 10.13e), car obtenus par un artifice de montage. On observe également encore des PPMm en absence de toute stimulation. On réalise une analyse statistique de l'amplitude des potentiels enregistrés. Les PPMm spontanés montrent une distribution gaussienne centrée sur une amplitude de 0,4 mV (figure 10.13d). La répartition des potentiels évoqués montre, outre des échecs (absence de réponse à une stimulation), plusieurs pics, centrés sur 0,4 mV, 0,8 mV, 1,2 mV, 1,6 mV… (figure 10.13f). Ces potentiels obtenus au hasard peuvent s'expliquer par comparaison avec les PPMm. Ces derniers correspondraient à la libération spontanée d'une quantité donnée de neurotransmetteur, un quantum. Les divers pics observés pour les potentiels évoqués correspondraient à la libération de 1, 2, 3, 4 quanta, au hasard de la stimulation. Le côté présynaptique libérerait spontanément des faibles quantités, identiques, correspondant à un quantum de neurotransmetteur, provoquant une dépolarisation postsynaptique de 0,4 mV.

Comment expliquer cette régularité dans la quantité libérée ?

D'autres travaux permettent de répondre. La figure 10.13g montre la relation entre le nombre de figures de fusion (c'est-à-dire de vésicules présynaptiques s'associant à la membrane) et celui de quanta libérés. Le premier est estimé à partir de l'observation de surfaces de cryofracture de membranes présynaptiques soumises à une stimulation. Le second est établi à partir de la valeur de l'amplitude de la réponse postsynaptique. Ces protocoles ont été réalisés sur des synapses neuromusculaires dont on abaisse la stimulation présynaptique par des concentrations variables d'une drogue, le 4-AP. On observe une répartition linéaire des points selon une droite $y = x$. C'est un argument de poids pour assigner à chaque vésicule un contenu équivalent de neurotransmetteur, correspondant à un quantum. Une donnée récente rapporte un contenu de 20 000 molécules d'acétylcholine par vésicule, ces valeurs fluctuent selon les auteurs.

10.3.3 La diffusion du neurotransmetteur dans l'espace synaptique et sa réception par la membrane postsynaptique

Voir chapitre 11, § 11.2

Nous rappelons la nature paracrine du neurotransmetteur. Ce paragraphe est mentionné pour compléter la chronologie des événements. Le mode d'action des récepteurs est étudié en détail au chapitre 11. Les récepteurs à l'acétylcholine impliqués dans cette synapse sont des canaux ioniques ligand (= neurotransmetteur) dépendants. C'est la liaison neurotransmetteur/récepteur qui engendre la réponse postsynaptique.

Comment le message prend-il fin ?

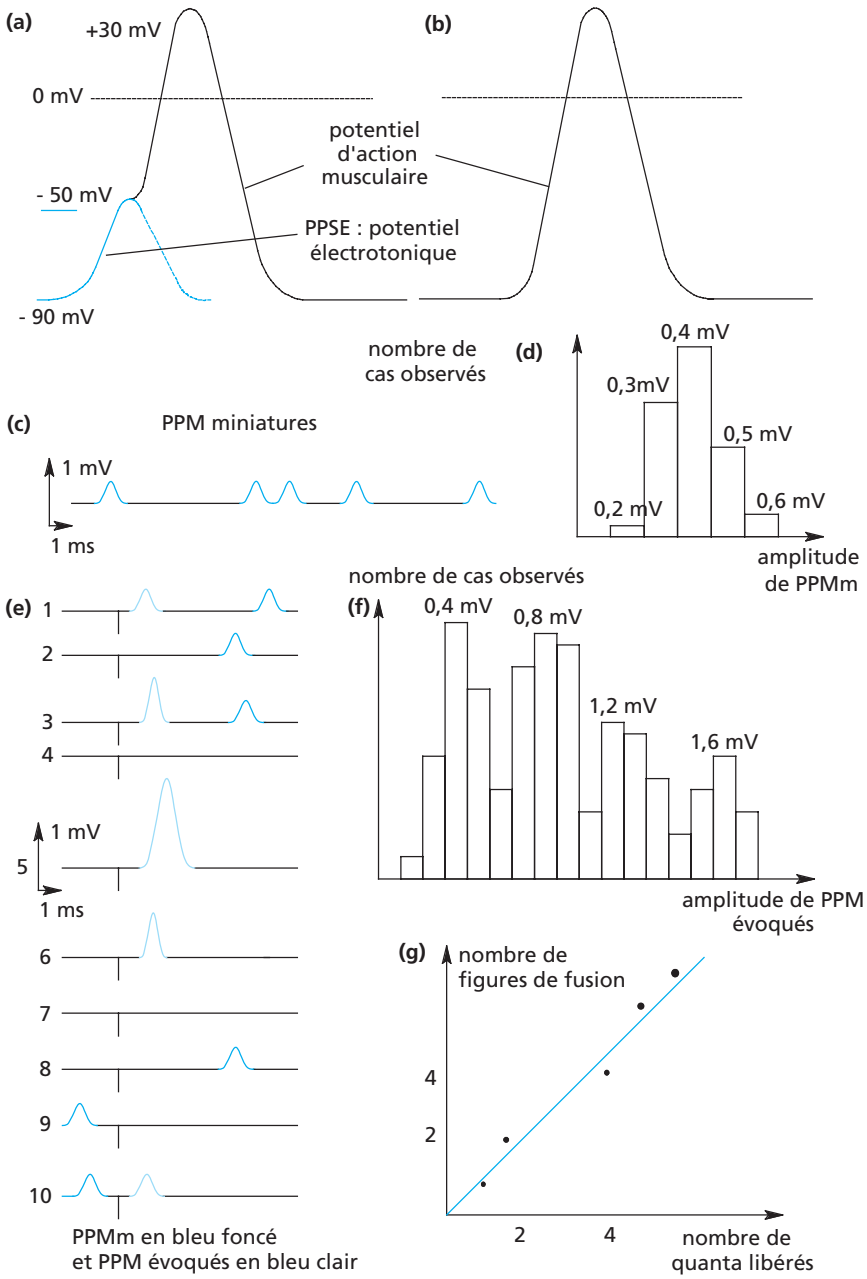


Figure 10.13 PPSE, potentiel d'action musculaire, PPMm.

(a) potentiel d'action musculaire précédé d'un PPSE ; **(b)** potentiel d'action musculaire, le PPSE est annulé par la grande distance entre la synapse et les électrodes d'enregistrement ; **(c)** potentiels miniatures PPMm ; **(d)** distribution statistique de l'amplitude des PPMm avec un pic à 0,4 V ; **(e)** enregistrements de divers potentiels évoqués (bleu clair) ; des potentiels miniatures peuvent être aussi enregistrés (bleu foncé) ; les lignes 2, 4, 7, 8 et 9 ne montrent aucun potentiel évoqué ; **(f)** distribution statistique de l'amplitude des potentiels évoqués faisant apparaître des pics centrés sur les multiples de 0,4 V ; **(g)** étroite relation entre le nombre de figures d'exocytose et celui de quanta libérés.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

10.3.4 La fin du message

a) Mise en évidence d'une activité cholinestérase

Chez l'homme, certains gaz neurotoxiques comme le gaz « sarin » entraînent la mort en entretenant la contraction musculaire. Diverses fonctions essentielles, notamment la ventilation sont bloquées. Le malathion a le même effet chez les insectes, mais est inoffensif pour l'homme. Il est utilisé comme insecticide. La prostigmine a des effets analogues. Elle augmente la durée des PPM. Toutes ces substances ralentissent ou empêchent la dégradation du neurotransmetteur. Ce dernier peut donc se fixer plusieurs fois de suite à son récepteur. La contraction musculaire est ainsi entretenue.

Ces substances sont toutes des inhibiteurs de la cholinestérase. Cette enzyme catalyse la dégradation du neurotransmetteur selon la réaction (10.2). Il en existe plusieurs formes, synthétisées par le neurone. Des tests cytochimiques révèlent également plusieurs localisations : certaines sont liées aux membranes pré et postsynaptiques par une ancre glycolipidique ; d'autres sont localisées dans la fente, ancrées au niveau des lames basales. La signification fonctionnelle de la diversité des formes et des localisations n'est pas connue.

$$\text{acétylcholine} \xrightarrow{\text{ACh estérase}} \text{acétate + choline} \qquad (10.2)$$

b) La dégradation du messager et la fin du message

La quantité de neurotransmetteur libérée au niveau d'une synapse est importante. Sa concentration dans la fente synaptique atteint 5.10^{-4} mol.L^{-1}. Rappelons que la concentration des hormones est beaucoup plus faible (de l'ordre de 10^{-8} mol.L^{-1}). La choline estérase est une enzyme qui possède une forte affinité pour son substrat et une grande capacité catalytique (environ 5 000 molécules d'ACh par molécule d'enzyme et par seconde). Ces deux propriétés assurent une vitesse de dégradation élevée. Le neurotransmetteur libéré va néanmoins se fixer sur ses récepteurs dont l'affinité pour leur ligand, l'acétylcholine, est plus basse que celle de l'enzyme. Cette différence conduit à la dissociation ligand/récepteur et à la liaison de ce dernier avec l'enzyme (figure 10.14). La dégradation du ligand est essentielle, elle limite la

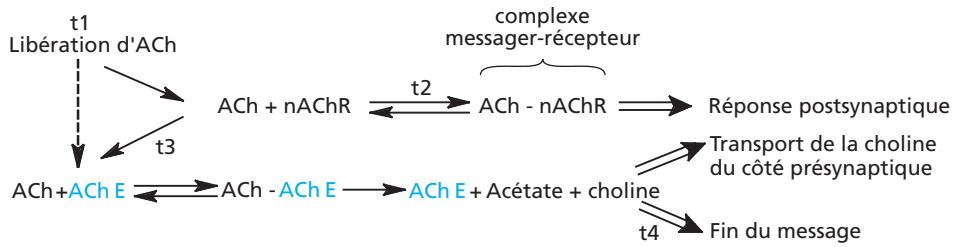


Figure 10.14 Dégradation de l'acétylcholine dans l'espace synaptique.
nAChR = récepteur nicotinique à Ach ; AChE : acétylcholine estérase ; t_1... t_4 moments successifs ; l'intervalle entre t_1 et t_4 n'excède pas quelques dixièmes de ms. La flèche en pointillé indique qu'une partie du neurotransmetteur émis pourrait être directement dégradée.

durée de l'action du messager à quelques dixièmes de ms tout au plus. Une stimulation anormalement longue de la cible est ainsi évitée. Nous avons déjà signalé les conséquences néfastes d'un tel cas, en particulier pour les muscles ventilatoires. La choline, issue de cette dégradation est rapidement transférée dans le bouton synaptique par des transporteurs sélectifs. Notons que pour de nombreux autres neuroransmetteurs, la fin du message est assurée non pas par leur dégradation mais par leur recapture du côté présynaptique.

La figure 10.15 replace ces événements au niveau de la synapse et résume quelques aspects de la recapture de la choline, la synthèse du neurotransmetteur et la recharge des vésicules.

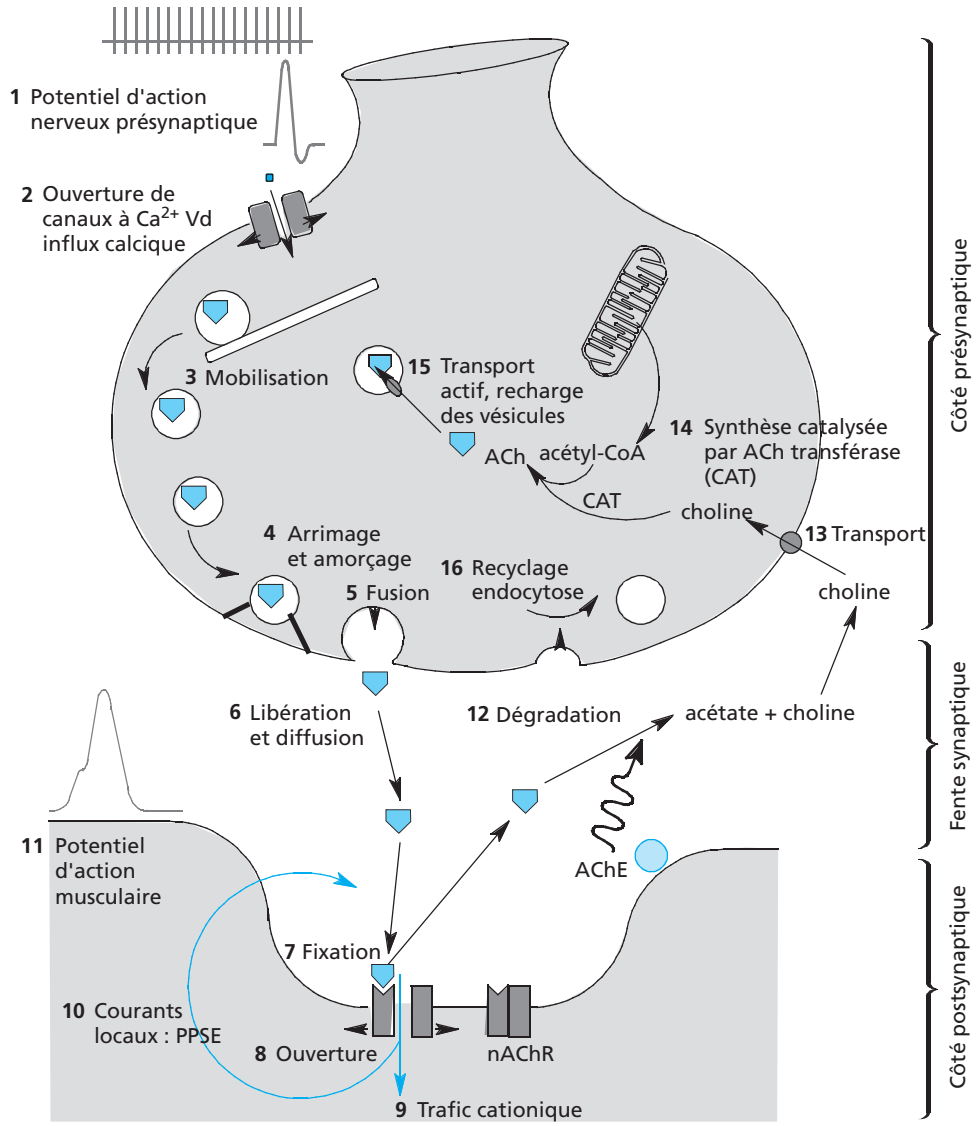


Figure 10.15 Résumé des principaux événements au niveau d'une synapse cholinergique à nAChR.

Remarque **:** La maladie d'Alzheimer, une forme de démence présénile, est associée à une déficience cholinergique. Certains traitements utilisent des inhibiteurs d'acétylcholine estérase pour pallier cette déficience. On comprend que leur utilisation n'est pas dépourvue d'effets secondaires, étant donné la multitude de synapses dans lesquelles l'acétylcholine est impliquée.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

RÉVISER

L'essentiel

Les corrélations informatives permettent la communication entre les divers organes dont le fonctionnement est ainsi intégré à l'ensemble organisme. Elles sont donc responsables de son unité. Les corrélations à longue distance sont de deux natures, nerveuses et hormonales. Il existe des corrélations à plus court rayon d'action, utilisant des messagers chimiques à plus courte durée de vie (paracrinie, autocrinie) (figure de synthèse).

Il existe deux types de messagers : électrique (le potentiel d'action) et chimique (diverses substances). Le message nerveux possède ces deux composantes. Sa composante électrique est codée en fréquence alors que les messages chimiques sont codés en concentration. Les potentiels d'action sont conduits par la membrane de la cellule excitable qui les a engendrés, alors que les messagers chimiques empruntent le milieu intérieur. Les messagers paracrines diffusent dans la lymphe interstitielle jusqu'à leur cible située à proximité. Les messagers endocrines, les hormones, sont entraînés par la convection sanguine jusqu'à leur cible, éloignée.

La jonction neuromusculaire est une synapse chimique. La stimulation présynaptique provoque un influx présynaptique. S'ensuit une exocytose de vésicules contenant un quantum de neurotransmetteur. Ce dernier, l'acétylcholine dans ce cas, diffuse jusqu'aux récepteurs nicotiniques postsynaptiques où il provoque la réponse de la fibre musculaire. L'action du messager paracrine est de courte durée. Il est rapidement dégradé par l'acétylcholinestérase, une enzyme de l'espace synaptique.

Attention

- Maîtrisez bien les notions de messager et de message, ne les confondez pas.
- Établissez toujours une corrélation entre deux structures, cellules, tissus ou organes.
- Connaissez les protocoles permettant de distinguer une corrélation hormonale d'une corrélation nerveuse.
- Indiquez à l'origine d'une corrélation informative un stimulus et à son terme une réponse.
- Retenez que la durée de vie d'un messager chimique est un facteur important de son rayon d'action.
- Dans l'analyse d'une corrélation à messager chimique, n'oubliez pas l'étape de la fin du message.
- Dans le fonctionnement d'une synapse chimique, distinguez les événements aux trois niveaux structuraux, côté présynaptique, espace synaptique et côté postsynaptique.
- Retenez qu'une synapse est une jonction intercellulaire.

Mots-clés

- autocrinie
- codage en concentration
- codage en fréquence
- communication
- corrélations
- endocrinie
- hormone
- juxtacrinie
- message
- messager
- neurotransmetteur
- paracrinie
- synapse chimique

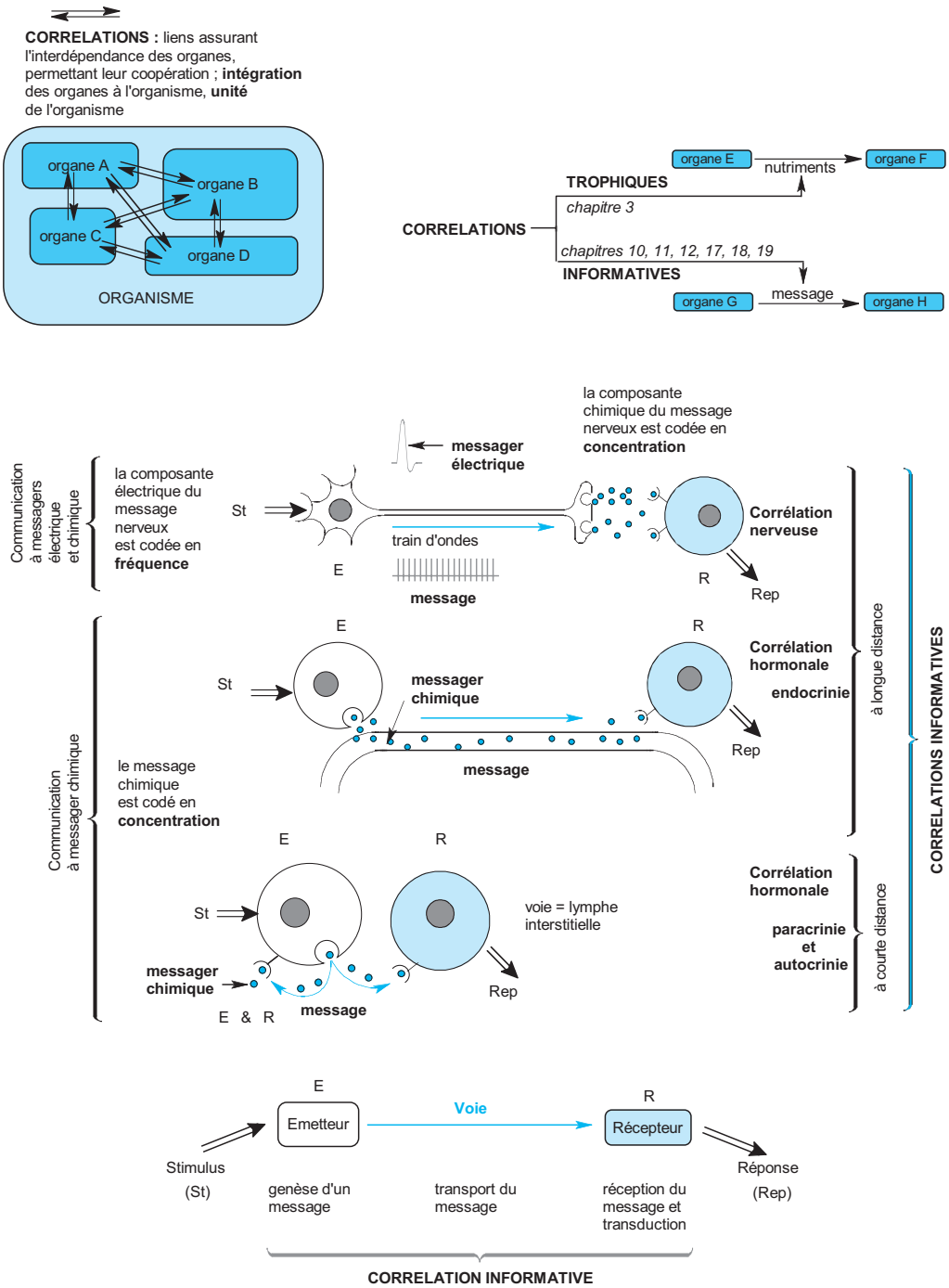


Figure de synthèse

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

S'ENTRAÎNER

QCM

1. Une corrélation établit obligatoirement une communication entre deux structures : ❑ a. vrai, ❑ b. faux.
2. Les corrélations hormonales : ❑ a. sont des corrélations à longue distance, ❑ b. sont des corrélations à courte distance, ❑ c. peuvent être les deux.
3. Les corrélations nerveuses : ❑ a. sont des corrélations à longue distance, ❑ b. sont des corrélations à courte distance, ❑ c. peuvent être les deux.
4. Un messager paracrine a en général une durée de vie : ❑ a. longue, ❑ b. courte, ❑ c. quelconque.
5. Un neurotransmetteur est un messager : ❑ a. endocrine, ❑ b. paracrine, ❑ c. autocrine.
6. Un message nerveux : ❑ a. est toujours codé en fréquence, ❑ b. peut être codé en concentration, ❑ c. peut être codé en fréquence, ❑ d. est toujours codé en concentration.
7. Un message hormonal : ❑ a. est toujours codé en fréquence, ❑ b. peut être codé en concentration, ❑ c. peut être codé en fréquence, ❑ d. est toujours codé en concentration.
8. Un message paracrine : ❑ a. est toujours codé en fréquence, ❑ b. peut être codé en concentration, ❑ c. peut être codé en fréquence, ❑ d. est toujours codé en concentration.
9. Une synapse : ❑ a. fait toujours intervenir un neurotransmetteur ; ❑ b. peut faire intervenir un neurotransmetteur.
10. Une synapse chimique possède une organisation : ❑ a. stricte à trois niveaux, ❑ b. quelconque.

Questions de synthèse et analyse de documents : voir chapitre 11.

Mode d'action cellulaire des neurotransmetteurs et des hormones

CHAPITRE 11

Plan

11.1 Unité et diversité des récepteurs des messagers intercellulaires

11.2 Le mode d'action de l'acétylcholine (ACh) via le récepteur ionotropique nicotinique à acétylcholine (nAChR) : membrane plasmique et transduction directe du message

11.3 Le mode d'action de messagers via un récepteur couplé à une protéine G : membrane plasmique et transduction indirecte du message

11.4 Mode d'action de messagers à récepteurs intracellulaires, hormones stéroïdes et thyroïdiennes

Introduction

Au terme de la voie de **communication** intercellulaire, le messager va agir sur une cellule cible. Son **mode d'action** désigne la façon dont il va agir sur cette cible, c'est-à-dire la façon dont il va engendrer une réponse cellulaire, ou dont il va modifier, amplifier ou diminuer, voire annuler, une réponse existante.

Nous abordons dans ce chapitre la séquence des événements depuis la fixation du messager sur son récepteur jusqu'à la genèse d'une activité cellulaire ou à sa modification. Cette suite de processus est qualifiée de **transduction** du message au niveau de la cible.

- Comment s'effectue cette transduction ?
- Quels sont les acteurs moléculaires de la réponse cellulaire ?
- Quel est l'enchaînement des processus depuis la réception du message jusqu'à la réponse cellulaire ?

Les récepteurs tiennent une place particulière dans ces mécanismes. Après avoir envisagé les divers types de récepteurs, nous présenterons successivement le mode d'action d'un messager à **récepteur ionotropique**, puis celui de divers messagers à **récepteur métabotropique**. Nous terminerons par le mode d'action des hormones à **récepteurs intracellulaires.**

11.1 UNITÉ ET DIVERSITÉ DES RÉCEPTEURS DES MESSAGERS INTERCELLULAIRES

11.1.1 La présence de récepteurs des messagers

Les hormones, véhiculées par le sang, entrent en contact avec la quasi-totalité des tissus. Cependant, une hormone n'entraîne la réponse que de quelques cellules cibles précises qui sont capables de lier le messager transporté par le flux sanguin. Cette propriété est due à la présence de récepteurs spécifiques du messager au niveau de la cellule cible. Elle est également attestée par d'autres arguments.

L'injection de l'hormone œstradiol radiomarquée à des souris femelles est suivie d'une radio-activité durable de certains organes comme l'utérus et le vagin. L'hormone va se fixer sur des récepteurs présents dans les cellules de ces organes. De tels récepteurs ont été isolés (§ 11.4). Le foie peut aussi montrer une radioactivité temporaire. Ce n'est pas une cible de cette hormone mais il participe à son métabolisme, ce qui explique que l'hormone soit observée à son niveau.

Dans le sang les hormones sont en général en très faible concentration, de 10^{-7} à 10^{-12} mol.L^{-1}. Chez l'homme, la concentration sanguine du glucagon une hormone protidique est de 100 pg.mL^{-1}. La concentration des protides sanguins totaux est de 65 mg.L^{-1}. La cellule cible du glucagon doit être capable d'extraire du flux sanguin, une substance dont la concentration

représente $1{,}5.10^{-9}$ ($100.10^{-12}/65.10^{-3}$) fois celle de la totalité des protides. Seule la présence de récepteurs très affins pour le messager permet cette extraction.

> ***Remarque*** **:** il existe cependant des récepteurs dits « basse affinité ». Souvent, des protéoglycanes membranaires ou matriciels participent alors à l'augmentation de la concentration locale de messager à proximité de la cible.

Tous les messagers possèdent un récepteur au niveau de leur cible. Où sont localisés ces récepteurs ?

11.1.2 Deux grands types de messagers hormonaux selon la situation de leur récepteur

Des molécules de glucagon, une hormone peptidique, sont liées par covalence à des billes de sépharose (dont la taille est supérieure à celle d'une cellule). Leur addition à une culture de cellules hépatiques provoque une réponse cellulaire. Le messager reste actif et a donc accès à son récepteur malgré cette entrave qui le cantonne dans le milieu extracellulaire. Les récepteurs du glucagon sont donc portés par la membrane plasmique des cellules cibles.

Un tel dispositif réalisé avec du cortisol ne provoque aucune réponse des cellules cibles de ce messager. Par contre, si du cortisol radioactif est injecté à un animal, on retrouve de la radioactivité à l'intérieur des cellules cibles. Le cortisol est donc capable de franchir le plasmalemme et ses récepteurs sont intracellulaires.

La multiplication de telles études montre que les récepteurs des messagers sont tous de nature protéique. Ils se répartissent en deux groupes en fonction de la situation de leurs récepteurs sur la cible. On distingue (figure 11.1) :

- des messagers à récepteurs périphériques, c'est-à-dire situés sur le plasmalemme de la cible et présentant un site de réception accessible de l'extérieur de la cellule ;
- des messagers à récepteurs intracellulaires, cytosoliques pour certains, nucléaires pour d'autres.

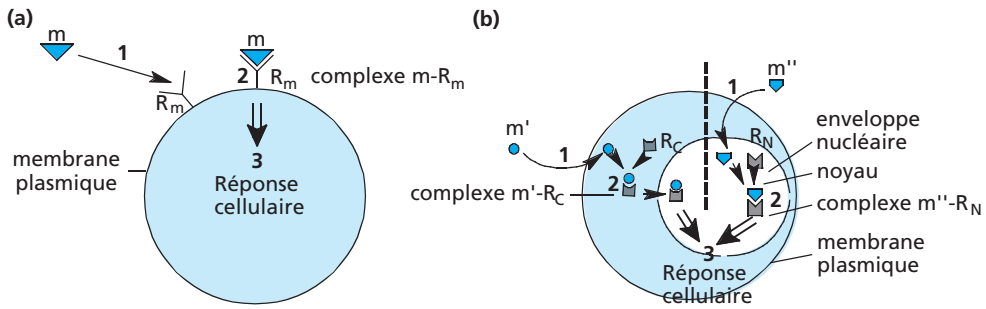


Figure 11.1 Deux types de récepteurs de messagers en fonction de leur localisation.
(a) récepteur membranaire R_m, m : messager hydrosoluble, 1, 2 et 3 instants successifs de la réaction ; **(b)** m', m'' : messagers lipophiles ; récepteurs intracellulaires, R_C : récepteur cytosolique, R_N : récepteur nucléaire.

Les premiers restent « à la porte » de la cellule. En fait, leur nature chimique, hydrosoluble, et parfois leur taille, les rendent incapables de franchir le plasmalemme. La réponse cellulaire nécessite alors une transduction du message par la membrane plasmique. Les seconds ont une nature chimique qui leur permet le franchissement de la membrane plasmique, ils sont lipophiles. La membrane plasmique de la cible ne joue aucun rôle direct dans ce type de communication (tableau 11.1).

Tableau 11.1 Deux grands types de récepteurs associés à la nature chimique des messagers.

Nature moléculaire du messager	– glycoprotéine, protéine, peptide (FSH, insuline…) – catécholamine (adrénaline)	– hormones stéroïdes (testostérone, œstradiol, cortisol, ecdysone…) – hormones thyroïdiennes (T_3)
Propriété chimique	Hydrosoluble, lipophobe	Hydrophobe, lipophile
Localisation des récepteurs	Périphériques, membranaires sur le plasmalemme	Intracellulaires, cytosoliques ou nucléaires *

*on parle souvent de récepteurs nucléaires (RN) pour l'ensemble de ces messagers.

Remarques :

– Les messagers hydrophiles et hydrophobes diffèrent également par leur mode de sécrétion que nous n'aborderons pas ici, et aussi par leur mode de transport (§ 10.2.3).

– L'opposition soulignée par le tableau 11.1 présente des exceptions. Il existe des récepteurs membranaires de la progestérone, hormone lipophile, dans les ovocytes d'amphibiens. Les prostaglandines, messagers lipophiles, ont des récepteurs périphériques (de type RCPG) auxquels elles se lient à des concentrations de l'ordre du nM. Elles ont aussi des récepteurs nucléaires auxquels elles se fixent à des concentrations de l'ordre du µM.

– Reportez-vous également à la remarque du § 11.4.1.

Le lien entre la nature chimique du messager et la localisation de son récepteur est retrouvé pour les autres messagers chimiques. Les messagers paracrines peuvent avoir des récepteurs membranaires ou intracellulaires (prostaglandines). Les autocrines ont des récepteurs membranaires.

11.1.3 Les deux grands types de récepteurs membranaires en fonction de la réponse de la cible

Nous comparons le mode d'action d'un même messager, l'acétylcholine sur deux cibles différentes :

Voir chapitre 10, § 10.3 et chapitre 14, § 14.1

- lorsque le nerf moteur d'un muscle strié squelettique est stimulé, l'acétylcholine libérée au niveau de la jonction neuromusculaire provoque la genèse rapide, en quelques millisecondes, d'un PPSE, suivi d'un potentiel d'action musculaire (§ 10.3 et § 14.3) ;

Voir chapitre 17

- lorsque le nerf X est stimulé, l'acétylcholine est également libérée par les synapses établies entre les terminaisons nerveuses et les cellules nodales sinusales cardiaques. Dans ce cas, elle agit avec un délai beaucoup plus long et ne fait que diminuer la fréquence des potentiels d'action spontanés de ces cellules.

Nous voyons déjà que la spécificité d'une réponse dépend essentiellement de la cible. Le même messager, peut, selon sa cible, c'est-à-dire selon ses récepteurs, engendrer des réponses différentes. De plus, le délai différent observé pour le même messager s'interprète en termes de transduction membranaire. Dans le premier cas, elle est moins complexe, elle fait intervenir moins d'acteurs. Elle n'en fait d'ailleurs intervenir qu'un seul, le récepteur, que l'on qualifie alors de « ionotropique ». Ce qualificatif est justifié dans le paragraphe 11.2. Dans le second cas, plus d'acteurs sont mis en jeu dans cette réponse initiée par un récepteur métabotropique que nous présentons au paragraphe 11.3. Il est ainsi qualifié car son activation engendre des variations du métabolisme de la cible.

Le tableau 11.2 résume les divers exemples présentés dans ce qui suit. Il ne concerne que les exemples du programme, et ne comporte pas en particulier, les récepteurs de type enzymatique intrinsèques.

Avant de passer à l'analyse de modes d'action précis nous revenons sur divers termes fondamentaux pour ce chapitre. Ceux de communication, message et messager ont été définis dans le chapitre précédent. La transduction est définie en introduction de ce chapitre. La **signalisation**

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Tableau 11.2 Divers exemples de mode d'action de messagers étudiés dans la suite de ce chapitre.

Nature du messager		Localisation du récepteur sur la cible	Nature du récepteur périphérique	
			Récepteur ionotropique : Récepteur canal	Récepteur métabotropique RCPG
Neuro-transmetteur	Acétylcholine	Membranaire	+ § 11.2 récepteur cholinergique nicotinique	+ § 11.3.3 récepteur cholinergique muscarinique
	Noradrénaline	Membranaire	0	+ § 11.3.4
Hormone	Peptidique (glucagon)	Membranaire	0	+ § 11.3.2
	Catécholamine (adrénaline)	Membranaire	0	+ § 11.3.2 + § 11.3.4
	Stéroïde et thyroïdienne	Intracellulaire	0	0

0 signifie que ce cas n'est pas représenté ou étudié ; + indique les cas étudiés.
RCPG : récepteur couplé à une protéine G.

cellulaire s'en rapproche beaucoup. Elle désigne l'utilisation de signaux pour communiquer. Le terme de **signal** est à prendre au sens scientifique de « message ou d'effet à transmettre au moyen d'un système de communication ». La signalisation désigne donc l'ensemble des processus engagés dans la réception d'un signal et dans la suite de réactions aboutissant à une réponse de la cellule cible.

11.2 LE MODE D'ACTION DE L'ACh *VIA* LE RÉCEPTEUR IONOTROPIQUE NICOTINIQUE À ACÉTYLCHOLINE, nAChR : MEMBRANE PLASMIQUE ET TRANSDUCTION DIRECTE DU MESSAGE

11.2.1 Mise en évidence et localisation du récepteur

Nous avons exposé au chapitre 10 la découverte de l'ACh. C'est une petite molécule qui résulte de l'association du groupement acétyl, via l'acétyl-CoA, et d'une base azotée, la choline (figure 10.6). Le dépôt d'ACh au niveau d'une jonction neuromusculaire entraîne en réponse la contraction des fibres musculaires. L'utilisation d'ACh radiomarquée montre sa fixation sur la membrane postsynaptique. Le neurotransmetteur agit par voie extracellulaire. Les récepteurs de l'ACh, ou récepteurs cholinergiques, doivent être portés par cette membrane.

D'autres protocoles permettent de compléter cette première approche, notamment l'utilisation de divers ligands.

- la nicotine se fixe sur le récepteur et mime les effets de l'ACh. C'est un agoniste qui a permis de qualifier la nature de ce récepteur. Un **agoniste** provoque une réponse analogue à celle du messager et possède souvent une structure moléculaire proche de ce dernier ;
- le curare ou tubocurarine entre en compétition avec l'ACh pour sa fixation sur le récepteur. Cependant il n'entraîne aucune réponse. C'est un **antagoniste** compétitif. Son action est réversible. Un antagoniste s'oppose à la liaison messager récepteur et n'entraîne aucune réponse ;

- l'α–bungarotoxine, extraite du venin de cobra est aussi un antagoniste compétitif mais dont l'action est irréversible.

L'utilisation de ces substances apporte des renseignements sur la nature du neurotransmetteur et du type de récepteur impliqué dans la synapse. Elles peuvent aussi présenter un intérêt pharmacologique.

Voir chapitre 12, encart 12.2

11.2.2 Le nAChR, un canal ligand dépendant

Les faits développés dans ce qui suit font largement appel à la technique du patch-clamp développée dans le chapitre 12.

La figure 11.2 consigne les enregistrements en patch-clamp, en configuration « *cell attached* » de neurones sympathiques de rat (cellules possédant des nAChR). Le potentiel de membrane est maintenu à une valeur négative. L'ajout d'ACh entraîne l'apparition d'un courant entrant. Le neurotransmetteur provoque donc l'ouverture de canaux ioniques autorisant un influx ionique.

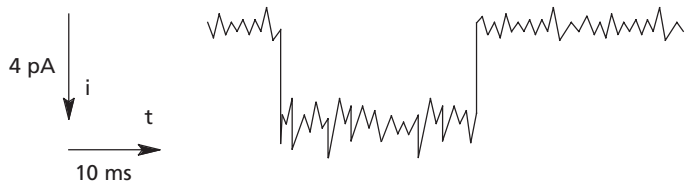


Figure 11.2 Courant ionique entrant dû à l'application d'ACh sur une membrane possédant des nAChR.

On recommence l'enregistrement d'un courant élémentaire (permis par un seul canal) au niveau d'un patch en configuration « *outside out* » (figure 11.3a). On fait varier le potentiel imposé et l'on mesure l'intensité du courant élémentaire pour chacune de ses valeurs. On obtient la courbe de la figure 11.3b. C'est une droite d'équation y = a.x. Le potentiel d'inversion (pour lequel on passe d'un courant entrant à un courant sortant) est de 0 mV et la pente, c'est-à-dire la conductance du canal, est de l'ordre de 45 pS. Quels sont les ions impliqués dans ce trafic ?

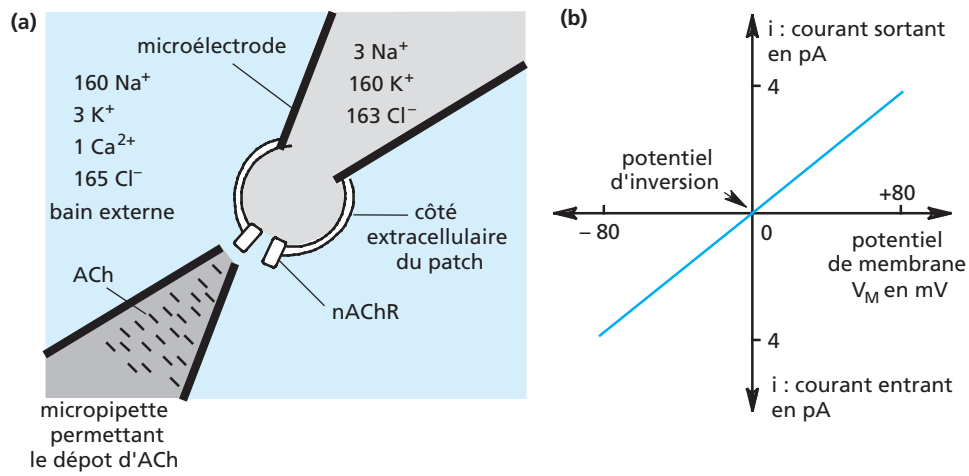


Figure 11.3 **(a)** Dispositif d'enregistrement d'un courant élémentaire, les concentrations sont exprimées en mmol.L^{-1} ; **(b)** courbe i = f (V_M). (*D'après C. Hammond et D. Tritsch.*)

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

La valeur nulle du potentiel d'inversion est différente de celle des potentiels d'équilibre des ions Na^+ et K^+ pour le montage considéré. Soit $E_{Na} = 58 \log (160/3) = +100$ mV et $E_K = -100$ mV. Le remplacement des ions chlorures Cl^- par de gros anions, non perméants, ne change pas la valeur du potentiel d'inversion. Ce ne sont donc pas les ions chlorures qui sont directement engagés dans le trafic. Des modifications de la composition des bains utilisés dans la technique d'enregistrement montrent que le canal est perméable aux cations, et principalement au Na^+ et au K^+. Le calcul établi avec les valeurs de concentrations des cations monovalents dans le protocole de la figure 11.3 donne une valeur nulle, égale au potentiel d'inversion : $E_{cations} = 58 \log [cations]_{ext}/[cations]_{int} = 58 \log 1 = 0$ mV. Cela sous-entend que le canal présente une perméabilité équivalente pour les deux cations monovalents. Il est donc peu sélectif (encart 11.1) Comment expliquer le courant entrant dans les conditions physiologiques ?

ENCART 11.1

Sélectivité des canaux ioniques

Le trafic ionique au sein d'un canal protéique peut être plus ou moins spécifique. Certains canaux, peu sélectifs, permettent le passage de divers ions (Na^+, K^+, Li^+), comme le nRAch (§ 11.2). D'autres n'autorisent le passage que d'un seul type d'ion ; il s'agit par exemple des canaux à Na^+ ou à K^+ voltage dépendants. Quels sont les fondements de la sélectivité d'un canal ?

Voir chapitre 12, § 12.2

La sélectivité semble largement conditionnée par deux paramètres. Les canaux ioniques présentent au moins sur une partie de leur longueur un secteur rétréci, sorte de « goulot d'étranglement » dont le diamètre conditionne la taille des particules qui le franchissent une par une. De plus, le franchissement de ce goulot peut se faire sous deux états ioniques. Soit l'ion est entouré d'une couronne d'hydratation, il est alors encombrant, soit il est déshydraté et son encombrement est moindre.

Pour les canaux à Na^+ voltage dépendants, le passage étroit du canal permet le trafic des ions Na^+ hydratés, moins volumineux que les ions K^+ qui sont ainsi exclus du passage.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.3b

Pour les canaux à K^+ voltage dépendants ce dispositif ne peut être retenu. Seul l'ion déshydraté peut passager le goulot. La nature des radicaux d'acides aminés qui bordent ce passage autorise la seule déshydratation des ions K^+. Les ions Na^+, qui gardent leur couronne hydratée, sont trop volumineux pour passer. Ce processus de sélectivité est aussi celui des canaux de fuite à K^+.

Le nRAch, canal ligand dépendant, possède un goulot moins étroit (diamètre de 2 nm environ, en configuration ouverte), ce qui autorise le passage de divers ions. La taille de l'étranglement pourrait être corrélée au nombre de sous-unités formant le canal. Quatre sous-unités (canaux à Na^+ et à K^+ voltage dépendants) constituent une lumière plus étroite qu'un canal construit à partir d'un nombre supérieur de sous-unités (5 dans le cas du nRAch).

Si l'on admet un potentiel de membrane V_M de –80 mV, le potentiel électrochimique des ions Na^+ est de $V_M - E_{Na} = -80 - 100 = -180$ mV. Celui des ions K^+ est de $-80 + 100 = +20$ mV. Dans les conditions cellulaires, lorsque le canal est ouvert par sa liaison avec le ligand, il autorise un trafic de Na^+ bien supérieur à celui de K^+ (figure 11.4). Le flux net est donc un courant cationique entrant. D'autres protocoles ont confirmé ces caractéristiques.

Le **récepteur nicotinique** à ACh (nAChR) est un canal cationique ligand dépendant. La liaison avec le neurotransmetteur induit son ouverture et par là même une entrée nette de cations (influx de Na^+ > efflux de K^+).

Quelle est sa constitution moléculaire ? Quelles sont les relations entre cette structure et les caractéristiques fonctionnelles que nous venons de montrer ?

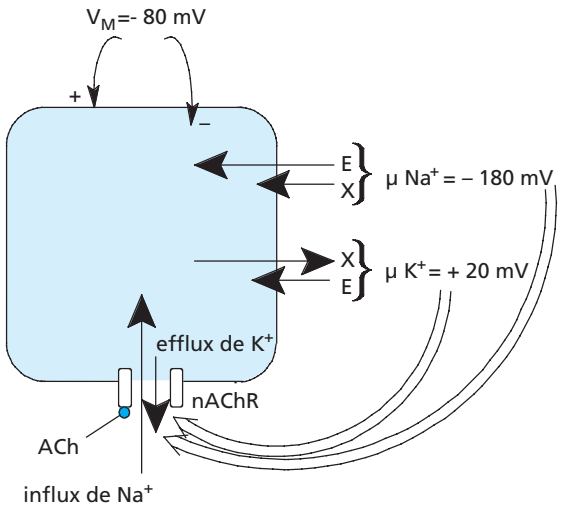


Figure 11.4 Influx prépondérant de sodium en relation avec les différences de potentiel électrochimique (μ) pour chaque ion.
E : composante électrique, X : composante chimique.

11.2.3 Architecture moléculaire du récepteur en relation avec ses fonctions

a) Une protéine quaternaire pentamérique

L'analyse de ce récepteur nécessite l'obtention d'une certaine quantité de molécules. L'organe électrique de certains poissons, torpille ou anguille, comporte une grande quantité de tels récepteurs. Les membranes des nombreuses « électroplaques » qui composent cet organe de défense sont solubilisées par un détergent et la protéine est ensuite purifiée.
La figure 11.5 présente le résultat d'une électrophorèse sur gel de polyacrylamide-SDS d'un extrait purifié, préalablement incubé avec de l'ACh tritiée. Le gel est ensuite découpé en tranches de 1 mm d'épaisseur numérotées de 1 à 110. La radioactivité de chacune d'elles est mesurée ainsi que l'absorbance.

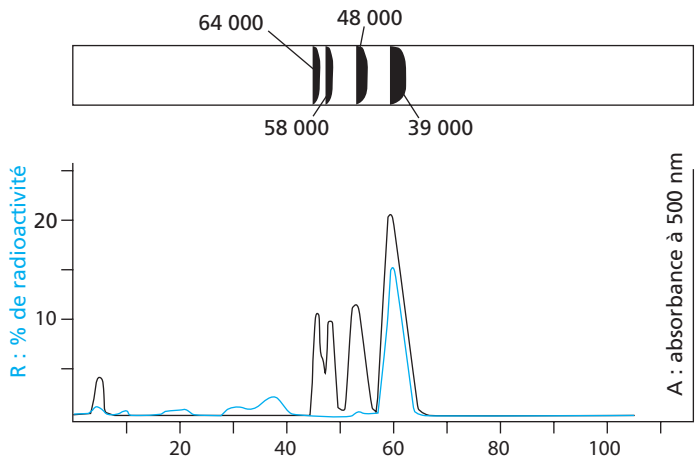


Figure 11.5 Électrophorèse d'un extrait purifié de nAChR.
Courbes d'absorbance A en noir et de radioactivité R en bleu (exprimée en % de la radioactivité totale) de chaque fraction.

Le gel supporte quatre taches. L'une d'elles est nettement plus marquée que les autres. L'absorbance à son niveau est double de celle des trois autres. Le récepteur est donc constitué de quatre sous-unités différentes, dont l'une d'entre elles, α, est présente en deux exemplaires. Ce récepteur est donc une protéine pentamérique, notée $\alpha 2, \beta, \gamma, \delta$.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Un seul pic de radioactivité est observé, centré sur la fraction α. C'est au niveau de cette sous-unité que le neurotransmetteur se fixe.

Divers protocoles confirment et précisent cette conformation. Des électronographies de membranes d'électroplaques vues par leur face externe révèlent la présence d'unités constituées de cinq particules en rosette figure 11.6a. Le tout a un diamètre d'environ 9 nm. D'autres techniques, comme celle de l'analyse de cartes de densité électronique de cristaux du récepteur, confirment cette disposition. L'arrangement dans un plan orthogonal au précédent révèle une conformation cylindrique dont la longueur est de 13 nm. L'analyse de coupes sériées permet de reconstituer l'architecture de cette protéine quaternaire. Les figures 11.6c et 11.9 présentent une reconstitution du récepteur établie à partir des données précédentes.

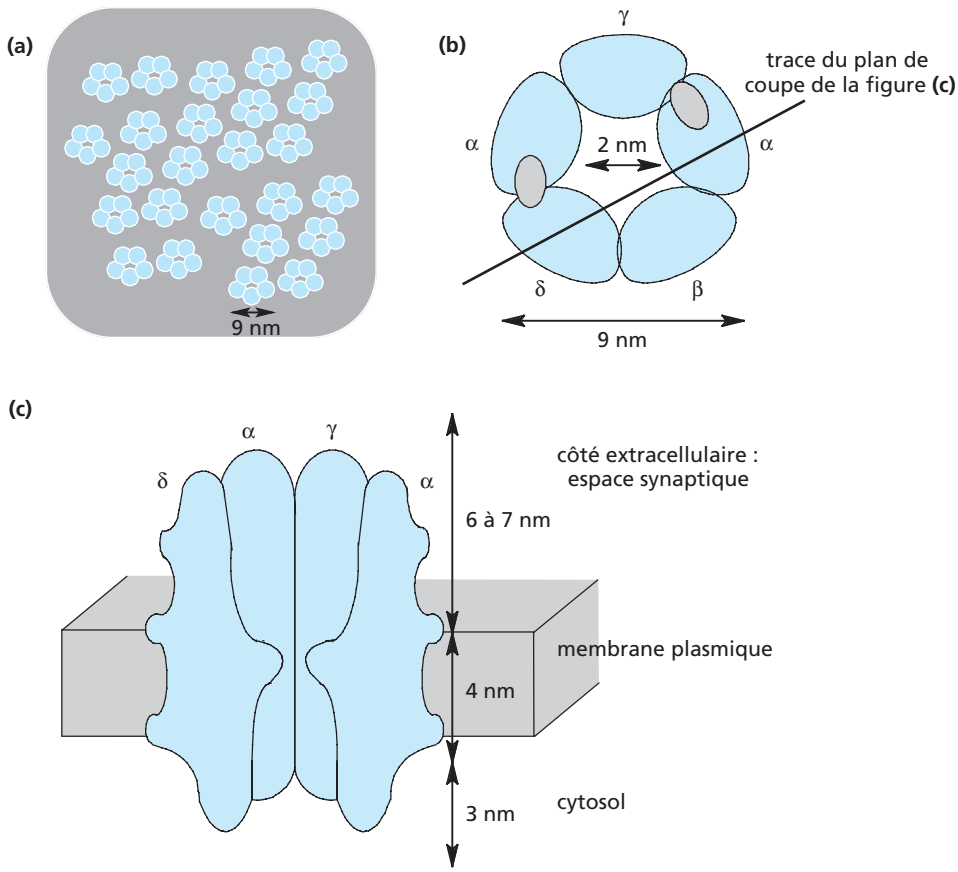


Figure 11.6 Structure du nAChR.

(a) observation de face d'une membrane d'électroplaque ; **(b)** vue de face du côté de l'espace synaptique, l'ovale gris figure les sites de fixation de l'ACh ; **(c)** coupe longitudinale schématique du récepteur, 4 des 5 sous-unités sont figurées.

b) Les grands domaines des diverses sous-unités

Le séquençage de chaque sous-unité révèle une très forte homologie de leur structure. Le modèle le plus couramment admis fait apparaître trois grands domaines (figure 11.7) :

- un large domaine hydrophile extracellulaire, développé dans la fente synaptique, comportant plusieurs résidus osidiques ;
- quatre segments hydrophobes transmembranaires, notés de M1 à M4, de 20 à 30 acides aminés, constituant des hélices α. ;

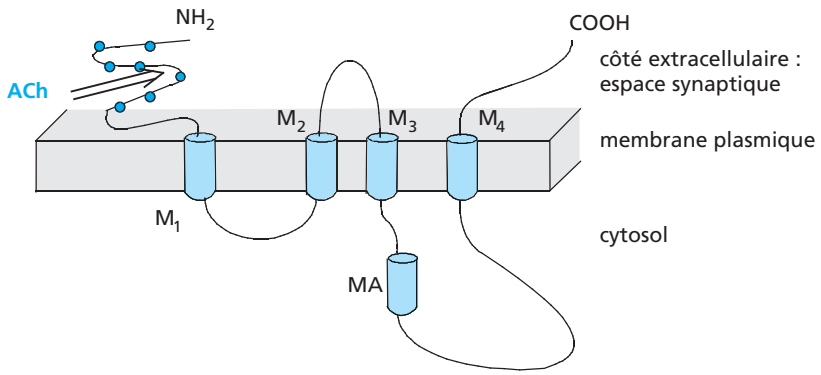


Figure 11.7 Organisation de la sous-unité α.

M désigne les secteurs hélicoïdaux (en bleu clair) ; les points bleus sur le segment initial soulignent sa glycosylation ; la double flèche indique le site de fixation de l'ACh.

- un domaine hydrophile intracellulaire noté MA. Ce secteur constituerait une sous-unité régulatrice dont nous ne parlerons pas.

  Remarques

  – Il existe une grande homologie entre les mêmes sous-unités du nAChR d'espèces différentes.

  – Le nAChR de l'organe électrique et celui de la synapse neuromusculaire ont une organisation très semblable. Par contre, les nAChR présents sur les neurones diffèrent, notamment par leur nombre de sous-unités.

  – La structure de la partie transmembranaire est très discutée. Les modèles courants la présentent comme constituée de 5 x 4 hélices α, avec un canal ionique bordé par les 5 secteurs M2 (§ 11.2.3d). Or, une analyse fine ne fait apparaître qu'une seule hélice α par sous-unité. Elle correspondrait au secteur M2. Les trois autres secteurs, externes par rapport à M2 seraient constitués par des feuillets β. D'autres techniques suggèrent que même le secteur M2 pourrait être constitué par un feuillet β. Les premiers modèles assignant une hélice α à chaque secteur M ont été établis à partir de l'analyse de profils d'hydrophobicité. Les limites de l'interprétation des résultats issus de cette technique expliquent la remise en cause de ce premier modèle.

c) Le site de fixation du neurotransmetteur

Le site de liaison du neurotransmetteur est constitué par la partie extracellulaire des deux sous-unités α (figures 11.6b et 11.7). Il est situé à 3 nm de la surface membranaire et comporterait deux cystéines voisines. D'autres acides aminés de ce secteur pourraient intervenir ainsi que des acides aminés des sous-unités voisines. On peut donc résumer les faits précédents par la réaction (11.1).

$$\underset{\text{canal fermé}}{R + 2\ ACh} \rightleftharpoons \underset{\text{canal ouvert}}{R.ACh_2} \qquad (11.1)$$

d) Le canal ionique, la lumière et la porte

Étant donné la position transmembranaire du récepteur, il est logique de penser que le trafic ionique est réalisé au travers des 5 x 4 segments transmembranaires. Un antagoniste non compétitif, la chlorpromazine, est mis en contact avec les nAChR. Il stabilise le récepteur dans un état désensibilisé (non fonctionnel, fermé), c'est un « bloqueur de canal ouvert ». Préalablement, à l'aide d'un agoniste, on provoque l'ouverture du canal du récepteur. La chlorpromazine se fixe très rapidement sur un résidu sérine du segment M2. En absence

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

d'agoniste (canal en configuration fermée), la fixation de l'inhibiteur est beaucoup plus lente. La sérine est donc moins accessible. La lumière du canal serait donc bordée par les cinq hélices M2 (figure 11.9). D'autres protocoles confirment cette disposition. Lorsque le canal est fermé, les cartes de densité électronique montrent que les hélices M2 présentent, au niveau d'un résidu leucine invariant (conservé dans le nAChR de toutes les espèces), une angulation dirigée vers le centre du canal. Les cinq « genoux » convergent et ce secteur hydrophobe constituerait la « porte fermée » du canal. L'obturation n'est pas totale, un espace de 0,6 à 0,8 nm subsiste (figures 11.8 et 11.9). La fixation du neurotransmetteur entraînerait un changement de conformation des secteurs M2 de chaque sous-unité : les « genoux » subiraient une rotation (figure 11.8) ce qui aurait pour résultat de les éloigner, la porte du canal est ouverte et autorise la diffusion des cations Na^+ et K^+ selon leur gradient électrochimique. Ce secteur de M2 agirait à la manière d'un diaphragme. La faible sélectivité de ce canal est expliquée dans l'encart 11.1

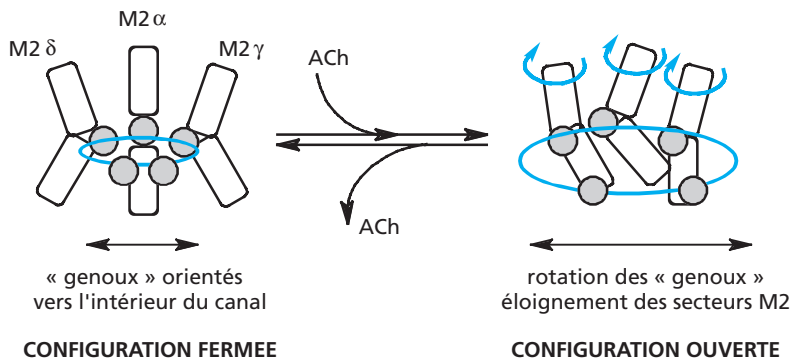


Figure 11.8 Mécanisme supposé de l'ouverture du nAChR sous l'influence du messager.
Seuls trois des cinq secteurs M2 sont représentés. Les cercles gris correspondent aux résidus leucine. L'ellipse bleue symbolise le plan d'arrangement des leucines.

Divers protocoles ont permis d'élucider la fonction d'autres régions du pore aqueux. Par mutagenèse dirigée, il est possible de changer l'acide aminé d'une position précise. Trois couronnes d'acides aminés chargés négativement (figure 11.9), comportant de l'acide glutamique (E), de la glutamine (Q) et de l'acide aspartique (D) jouent un rôle essentiel. Une diminution de la charge électrique de ces couronnes se traduit par une baisse de la conductance. Ce changement est particulièrement net pour la couronne intermédiaire. Elles contrôlent donc la conductance du canal. De plus, les couronnes extrêmes, cytosolique et synaptique participeraient à l'exclusion des anions et l'attraction des cations.

e) Les divers états du récepteur canal

Si l'on prolonge les enregistrements des figures 11.2 ou 11.3 on observe de longues périodes pendant lesquelles le canal est fermé, bien que le messager soit fixé, séparant des « bouffées » d'ouverture. Elles sont interprétées comme un nouvel état du canal que l'on qualifie de désensibilisé, ou encore « occupé-fermé ». La désensibilisation disparaît lentement, par réversibilité de la réaction. Ce processus est mieux connu pour les récepteurs couplés à la **protéine G** (§ 11.3.1e). La dégradation rapide du neurotransmetteur par l'acétylcholine estérase (§ 10.3.5) rend cet état négligeable dans les conditions *in vivo*.

Voir chapitre 10, § 10.3.4

11.2.4 La focalisation des nAChR au niveau de la membrane postsynaptique

Les nAChR ne sont pas uniformément répartis sur la membrane de la cellule musculaire, ils sont localisés sur la membrane postsynaptique, en regard du bouton présynaptique. Une diminution de leur nombre, lors d'une maladie auto-immune, provoque les symptomes de la myasthénie, marquée par un déficit moteur important à l'effort et une grande fatigabilité. Une transmission

Voir chapitre 14, encart 14.1

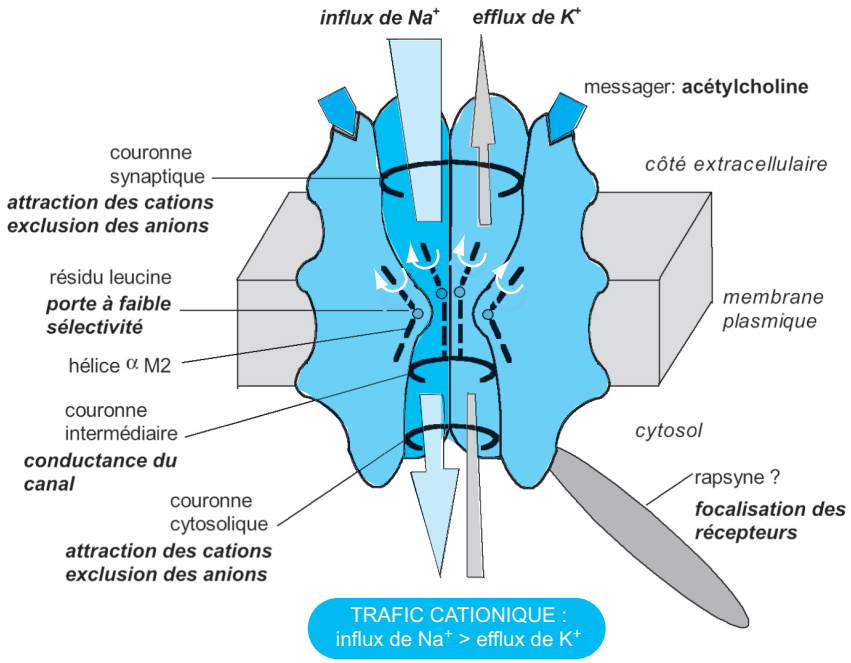


Figure 11.9 Modèle fonctionnel simplifié de l'organisation du nAChR. La position indiquée pour la rapsyne reste hypothétique.

neuromusculaire inefficace, due à une faible densité de récepteurs postsynaptiques en est la cause. Leur concentration est donc essentielle au bon fonctionnement de l'unité motrice.
Comment est-elle réalisée ? De plus, comment dans un organisme sain ces protéines transmembranaires échappent-elles à une répartition homogène induite par la fluidité membranaire ?

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 12, § 12.4.7a

Lors de la différenciation des cellules musculaires striées squelettiques, les sous-unités du récepteur sont éparses dans la membrane du myotube. C'est le contact avec la terminaison nerveuse qui induit leur rassemblement. Les processus de cette agrégation ne sont pas totalement élucidés. Cependant, il semble que l'activation d'une protéine, l'agrine, permette la phosphorylation de la sous-unité β, ce qui autorise sa liaison avec la rapsyne (figure 11.9). Cette association serait essentielle pour l'ancrage des sous-unités du récepteur dans la membrane postsynaptique. La rapsyne lierait le récepteur à une protéine membranaire, elle-même stabilisée par ses relations avec la matrice extracellulaire d'une part, et le cytosquelette d'autre part.

Conclusion

L'acétylcholine est le neurotransmetteur de toutes les synapses des muscles striés squelettiques. Elle se fixe sur un récepteur de la membrane postsynaptique. Ce récepteur est une protéine quaternaire qui ménage un canal dans la membrane. Celui-ci s'ouvre à la suite de la liaison récepteur-neurotransmetteur. Un flux net entrant cationique se réalise par diffusion. Toutes ces caractéristiques font de cette protéine un récepteur canal, ligand dépendant, ionotropique. La réception du messager et la réponse, c'est-à-dire le flux entrant de cations, sont réalisées par la même entité moléculaire, appartenant à la membrane plasmique. Cela explique la rapidité de la réponse évoquée au paragraphe 11.1.3. La figure 11.9 résume les principales caractéristiques de ce récepteur. Le mode d'action de l'ACh via le nAChR illustre un exemple d'échange de signaux au travers du plasmalemme, on parle de **signalisation** membranaire. La succession des événements depuis la reconnaissance du messager par le récepteur jusqu'à la réponse physiologique constitue la **transduction**.
Le flux cationique entrant est responsable des PPSE ou PPM déjà analysés au paragraphe 10.3. Ces processus seront repris dans le chapitre 14, § 14.1.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

11.3 LE MODE D'ACTION DE MESSAGERS *VIA* UN RÉCEPTEUR COUPLÉ À UNE PROTÉINE G : MEMBRANE PLASMIQUE ET TRANSDUCTION INDIRECTE DU MESSAGE

11.3.1 Les divers acteurs de la transduction membranaire

a) Première approche, mise en évidence des principales entités moléculaires impliquées

Dans les années 1950, Sutherland et son équipe essaient de déterminer comment le glucagon, une hormone peptidique, provoque la glycogénolyse dans les hépatocytes. Cette réaction est catalysée par une phosphorylase dont ils étudient l'activité. Les divers protocoles et leurs résultats sont consignés dans la figure 11.10.

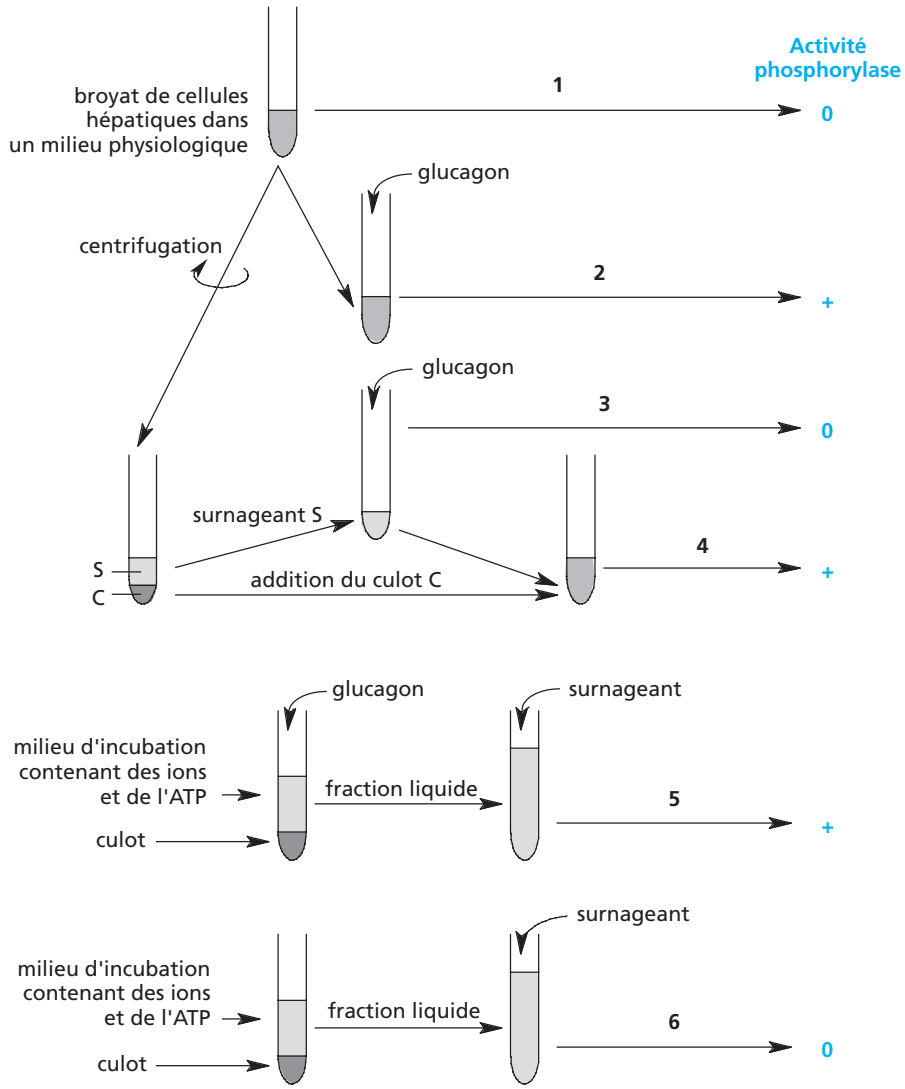


Figure 11.10 Protocole utilisé par Sutherland.

La comparaison **(1)/(2)** montre que le glucagon est indispensable à l'activité de la phosphorylase. De plus, cette stimulation est aussi bien observée *in vivo* que dans un broyat, l'intégrité des structures cellulaires hépatiques n'est pas indispensable. Le résultat **(3)** montre que la stimulation hormonale ne s'effectue pas directement sur la fraction cytosolique. Par contre, l'addition de la fraction membranaire restitue la stimulation hormonale **(4)**. De plus, on montre que l'addition d'hormone sur la seule fraction membranaire n'a aucun effet. Nous pouvons donc envisager la succession des faits résumés par la figure 11.11, flèches noires.

Le milieu d'incubation en présence d'hormone **(5)** a la même action que l'addition du culot membranaire, **(4)** sur le surnageant. Seul, il n'a aucun effet **(6)**. Son action stimulante ne peut être due à un apport d'hormone. Elle est due à l'apport d'un facteur stimulant, produit en son sein sous l'action de l'hormone en présence du culot membranaire. On aboutit donc à la chaîne de la figure 11.11, flèches bleu foncé.

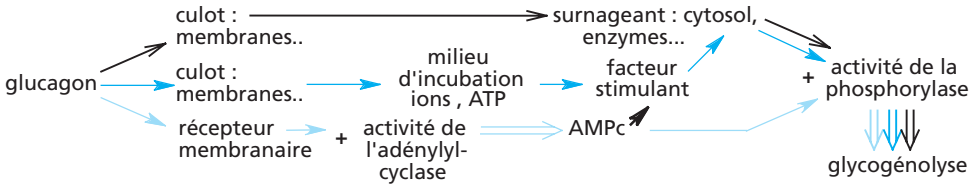


Figure 11.11 Corrélation entre le glucagon et la glycogénolyse.
Les flèches simples désignent une « action sur », les flèches doubles, une conséquence.

Quel est ce facteur ? La présence d'ATP dans le milieu d'incubation est indispensable à la stimulation. Après divers essais, on a montré que l'addition d'**AMP_c** au surnageant seul stimule l'activité de la phosphorylase. L'AMP_c mime donc l'action du glucagon. Comment associer tous ces faits ? On ajoute une solution de glucagon à une culture d'hépatocytes de rat. La figure 11.12a présente les résultats. Sur la fraction de membranes plasmiques de ces cellules on mesure les paramètres consignés dans la figure 11.12b. L'addition de glucagon provoque une augmentation de la quantité de phosphorylase active, « a », donc de l'activité de l'enzyme. Le plateau peut être dû à la saturation des récepteurs membranaires par le glucagon ou à une quantité limitante d'hormone (figure 11.12a). Cette liaison est révélée par la figure 11.12b. En outre, elle montre une corrélation entre la quantité d'hormone liée et l'activité de **l'adénylyl cyclase (AC)**.

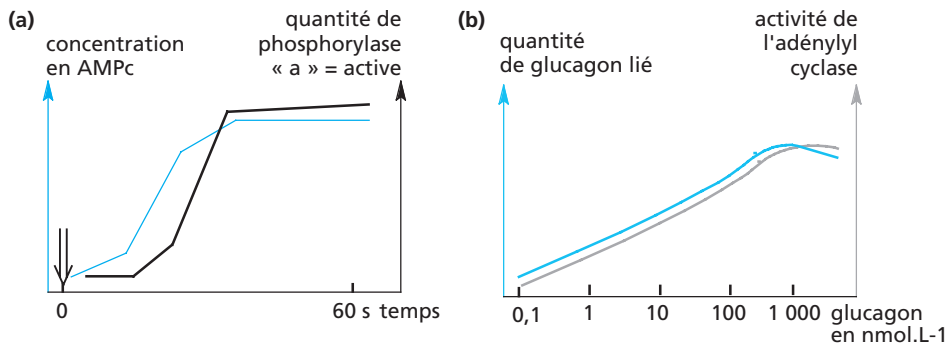


Figure 11.12 **(a)** Évolution de la quantité d'AMP_c et de la quantité de phosphorylase active en fonction du temps, après introduction de glucagon (double flèche) ;
(b) évolution de la quantité de glucagon lié et de l'activité de l'adénylyl-cyclase en fonction de la concentration en glucagon. *(D'après le concours commun INA ENSA 1996.)*

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

On peut dès lors associer l'ensemble des faits exposés ci-dessus. Lorsque le glucagon se lie à la membrane plasmique, il déclenche l'activité d'une enzyme membranaire, l'adénylyl cyclase, qualifiée de « cible membranaire » du messager. Celle-ci catalyse la transformation de l'ATP en AMP_c réaction (11.2).

$$ATP \xrightarrow{\textit{adénylyl-cyclase}} AMP_c + PP_i \qquad (11.2)$$

Ce dernier va alors provoquer l'activation de la phosphorylase, à l'origine de la glycogénolyse (figure 11.11, flèches bleu clair). La corrélation illustrée par la figure 11.12b montre que l'action hormonale est codée en concentration.

Un tel mode d'action est retrouvé pour de nombreux messagers à récepteur périphérique. Le premier messager « reste à la porte de la cellule ». Il est relayé par un second messager, intracellulaire, l'AMP_c en l'occurrence. La membrane plasmique par certaines de ses molécules assure sa formation à partir de la liaison messager extracellulaire/récepteur membranaire. On comprend ainsi que la réponse, qui fait intervenir plusieurs molécules, soit plus lente que celle décrite au § 11.2. La transduction membranaire est indirecte. Enfin, c'est le métabolisme cellulaire qui est modifié, par la mise en jeu d'activités enzymatiques cytosoliques. Le récepteur est qualifié de métabotropique.

b) La protéine G, un intermédiaire entre le récepteur et la cible membranaire

En 1970, E. Ross et son équipe réalisent divers protocoles utilisant des cellules dont le plasmalemme comporte des récepteurs adrénergiques (figure 11.13). Ce messager provoque la synthèse d'AMP_c, en activant l'adénylyl-cyclase. Ils isolent une souche cellulaire mutante qui ne répond pas au messager. Ils vérifient que ces cellules possèdent des récepteurs adrénergéniques fonctionnels. La mutation ne les affecte pas et intéresse un autre site. Ils placent alors les cellules mutées dans un milieu comportant un extrait de protéines du plasmalemme des cellules sauvages.

Les effets de la mutation sont abolis : ces cellules répondent au messager en synthétisant de l'AMP_c. Certaines protéines de l'extrait membranaire se sont incorporées au plasmalemme des cellules mutantes et ont permis la restitution de la fonction sauvage. Les auteurs ont naturellement pensé à l'incorporation d'une adénylyl-cyclase fonctionnelle. Ils replacent des cellules mutantes dans ce même extrait dont la fraction adénylyl-cyclase a été dénaturée par chauffage. Les effets de la mutation sont également abolis. L'adénylyl-cyclase des cellules mutantes est donc fonctionnelle et la mutation affecte une autre protéine, intermédiaire entre le récepteur et l'adénylyl-cyclase, indispensable à la chaîne de transduction. Cette protéine a été par la suite isolée. Elle peut lier le GTP ou le GDP ; ceci lui valut le nom de protéine G. Les récepteurs impliqués ont été qualifiés de **RCPG**, Récepteurs Couplés à une Protéine G.

Dans les années 1980 Ross et son équipe incorporent à des liposomes des récepteurs adrénergiques, des protéines G et de l'adénylyl-cyclase. En présence de GTP et d'ATP, on note la synthèse d'AMP_c lorsque l'adrénaline est présente. Par contre une construction incomplète ne comportant que les récepteurs et l'adénylyl-cyclase ne répond pas au messager. Le rôle d'intermédiaire joué par ces protéines est donc bien confirmé.

La figure 11.14 résume ces données. Nous verrons par la suite que la cible membranaire peut être différente de l'adénylyl cyclase. Avant d'envisager les interactions des divers acteurs, nous présentons leurs caractéristiques moléculaires.

c) Structure moléculaire des récepteurs couplés à une protéine G (RCPG) et des protéines G

➤ La structure des RCPG

Tous les récepteurs couplés à une protéine G (RCPG) ont des caractéristiques structurales communes. Ils appartiennent tous à la même famille, certainement la plus nombreuse, de récepteurs membranaires. Ils sont constitués d'une protéine tertiaire qui comporte (figure 11.15) :

- 7 hélices α transmembranaires, on qualifie souvent ces molécules de « 7 TM » ou encore de récepteurs heptahélicoïdaux ;

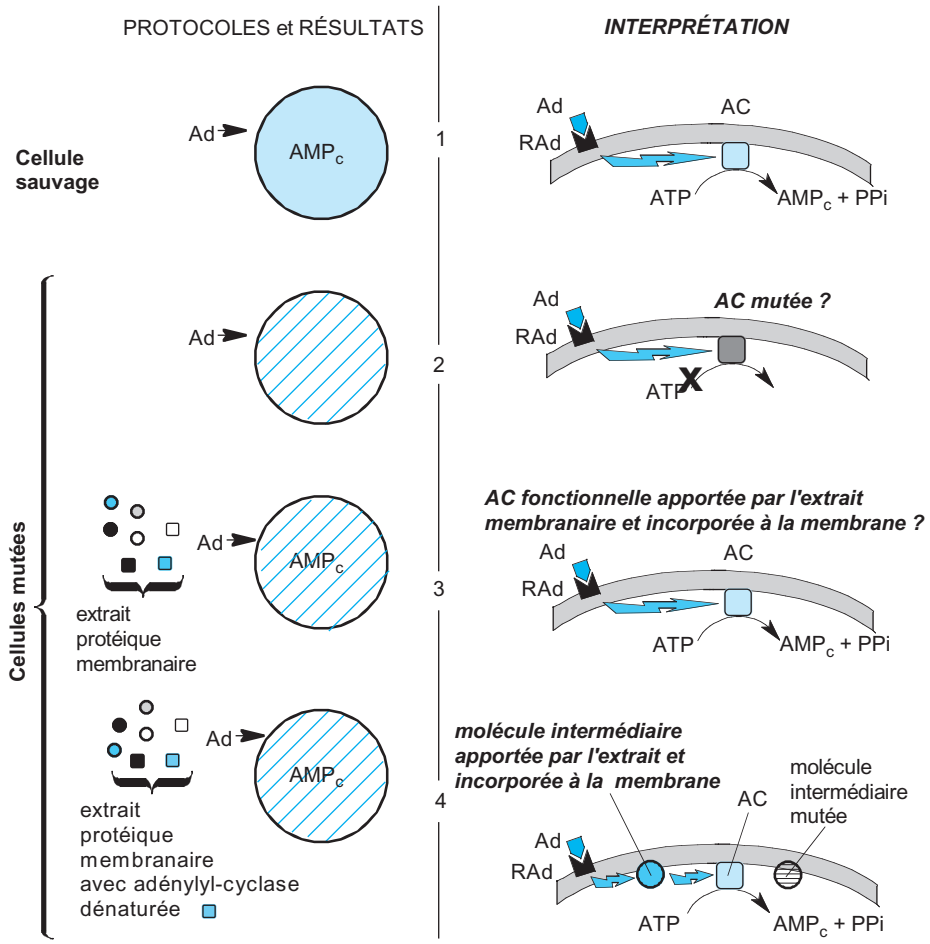


Figure 11.13 Protocole mettant en évidence la protéine G.

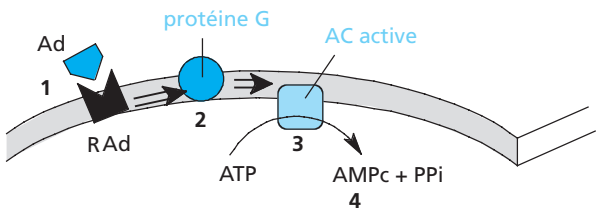


Figure 11.14 Les principaux acteurs d'une transduction membranaire faisant intervenir une protéine G.

La fixation du messager, l'adrénaline (Ad), sur son récepteur (RAd) **(1)** active une protéine G **(2)** qui active à son tour l'adénylyl-cyclase (AC) **(3)** . Un second messager, intracellulaire, l'AMP_c est produit **(4)**.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

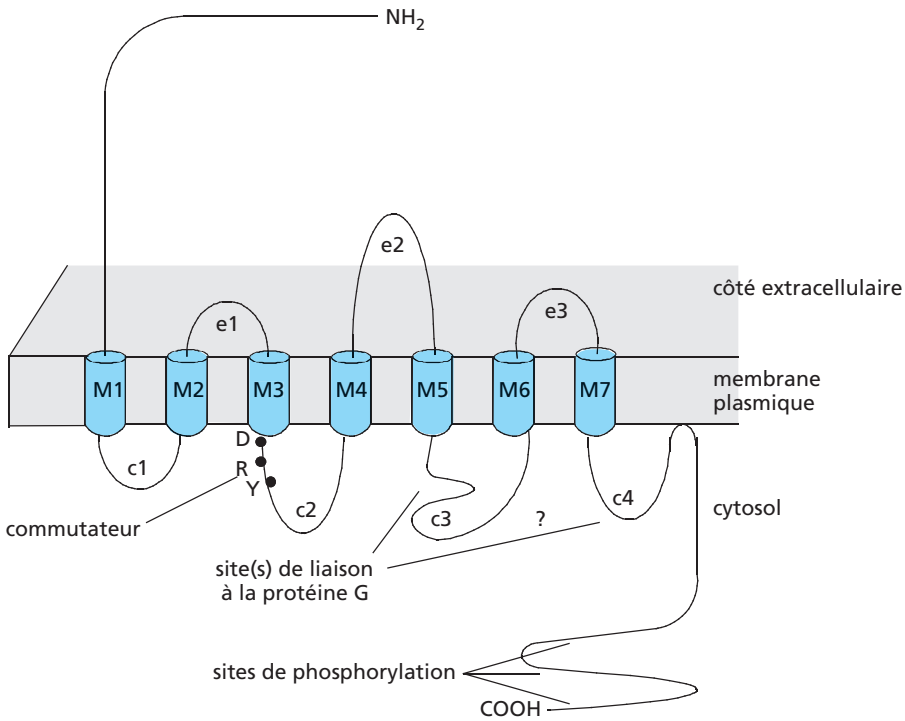


Figure 11.15 Structure dépliée d'un récepteur heptahélicoïdal couplé à une protéine G. séquence DRY (D : acide aspartique, R : arginine, Y : tyrosine).

- trois liens extracellulaires et trois liens cytosoliques, notés respectivement de e1 à e3 et de c1 à c3 ;
- un segment initial NH_2, portant des sites de glycosylations, et un segment terminal, COOH, portant des sites de phosphorylation.

Divers protocoles, dont certains basés sur la mutagenèse dirigée, permettent de définir les domaines fonctionnels de ce récepteur.

Le site de fixation du messager varie selon sa nature (figure 11.16b). La liaison avec la protéine G fait intervenir plusieurs domaines : la boucle c3 ainsi que la boucle c2. Cette dernière possède dans de nombreux récepteurs une séquence DRY (D : acide aspartique, R : arginine, Y : tyrosine). On lui attribue un rôle de commutateur : quand le récepteur est libre, la chaîne latérale de l'arginine est tournée vers l'intérieur de la protéine ; la liaison du messager provoque sa rotation. Tournée vers le cytosol, elle peut alors se lier à la protéine G. D'autres secteurs du récepteur, notamment la boucle c4, pourraient aussi intervenir dans cette liaison (figure 11.16).

➤ La structure des protéines G hétérotrimériques

L'électrophorèse de ces protéines purifiées fait apparaître trois sous-unités de masse et composition différentes, α, β, γ. Il s'agit donc d'une protéine quaternaire, hétérotrimérique. Le génome des mammifères possède plusieurs gènes différents pour chaque sous-unité ce qui autorise une très grande diversité pour ces protéines.

d) Interaction entre récepteur et protéine G, transduction membranaire et amplification

➤ Transduction à l'origine d'AMP_c comme second messager

La figure 11.17 résume les principales étapes de la transduction membranaire. À l'état de repos, la protéine G est liée à du GDP par sa sous-unité α. La liaison du messager entraîne une varia-

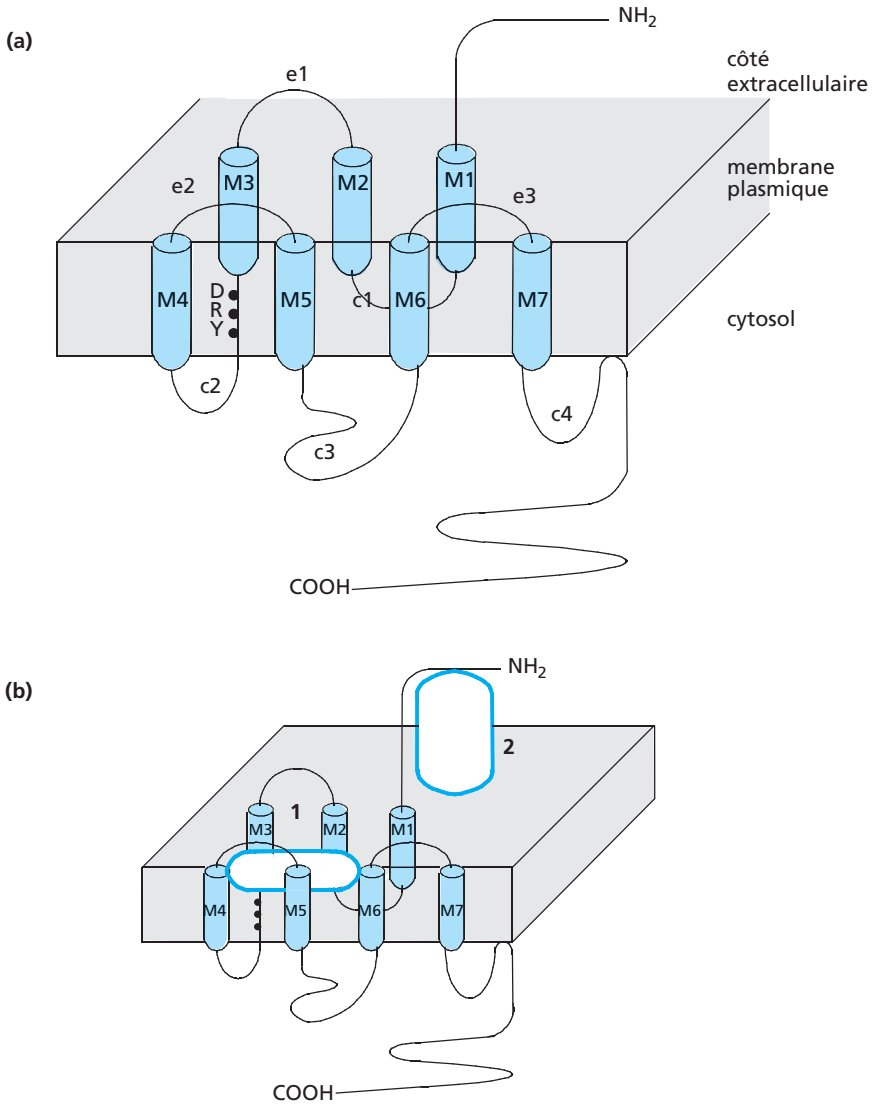


Figure 11.16 **(a)** Structure d'un récepteur heptahélicoïdal *in situ* ; **(b)** **1** et **2**, sites de fixation des messagers.

1 pour les ligands de petite taille (acétylcholine, catécholamines), **2** pour les ligands plus volumineux (peptides et protéines).

tion de sa conformation. Sa partie cytosolique peut alors se lier à la protéine G. S'ensuit un remplacement du GDP par le GTP. La protéine G est ainsi activée et se dissocie du récepteur. De plus, La sous-unité α se sépare des deux autres sous-unités β et γ. L'un comme l'autre de ces deux sous-ensembles peut alors aller agir sur une cible membranaire en la modulant (la figure 11.17 illustre l'activité de la sous-unité α). Cette dernière initie la suite des processus qui conduisent à la réponse cellulaire. L'activité des sous-unités se termine avec l'hydrolyse du GTP en GDP. L'unité trimérique se reconstitue et peut commencer un nouveau cycle. La fin de la transduction n'intervient qu'avec la dissociation messager récepteur. Soulignons le rôle fondamental joué par les liaisons faibles et la fluidité membranaire dans ces processus.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

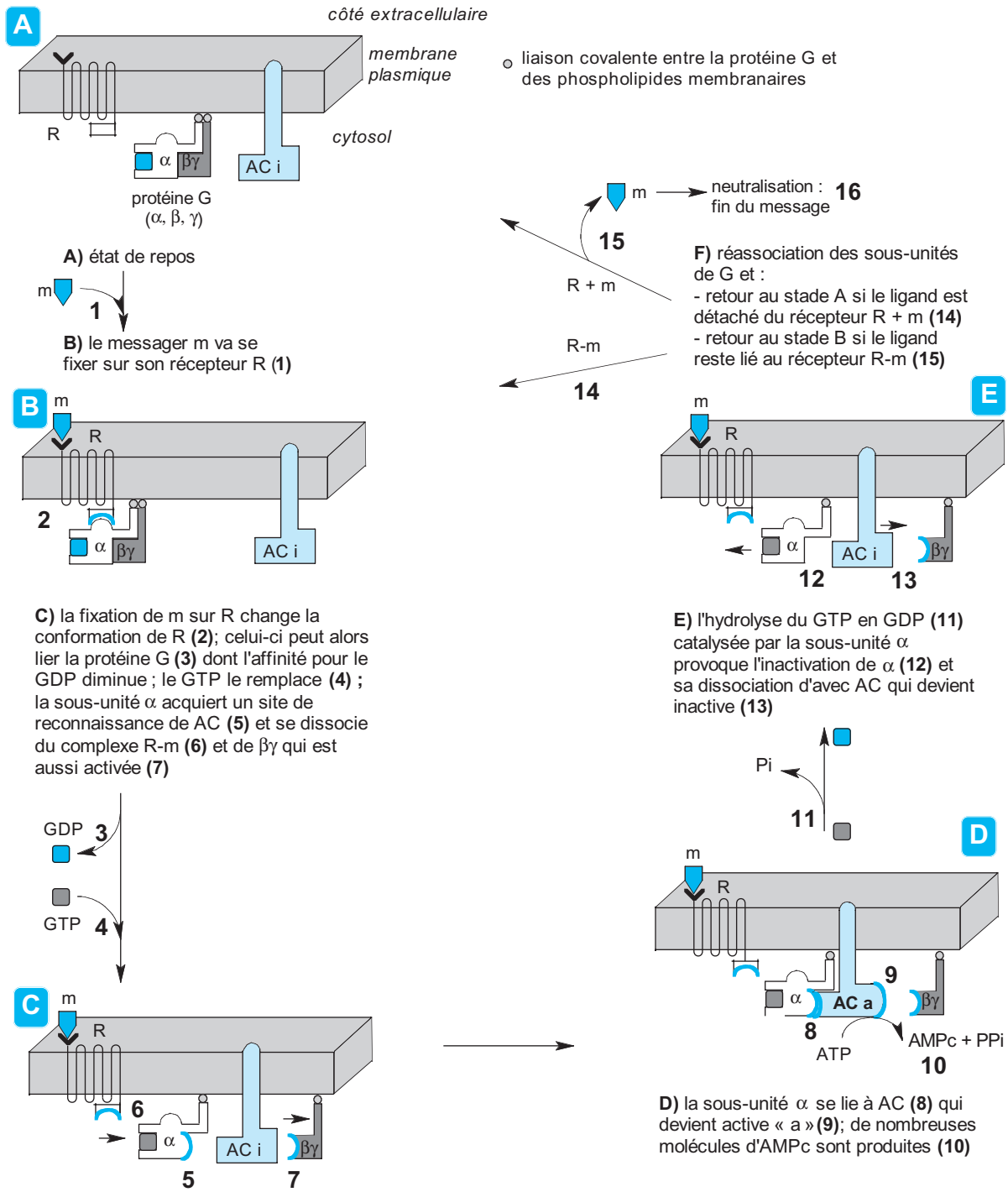


Figure 11.17 Étapes de la transduction membranaire via un RCPG, cycle des protéines G.
Dans l'exemple choisi, la cible membranaire est l'adénylyl-cyclose (AC).

➤ Diversité des processus de transduction

La figure 11.18 illustre les principaux acteurs d'une autre voie fréquemment rencontrée, celle des phosphoinositides. Le messager mis en jeu se fixe sur un RCPG (étape **1**). Il ne provoque pas une augmentation de la concentration cellulaire en AMP_c. On note par ailleurs une augmentation de la concentration en Ca^{2+} cytosolique. La protéine G activée (étape **2**) stimule l'activité d'une phospholipase C cytosolique (étapes **3** et **4**). Cette dernière catalyse le clivage d'un phospholipide membranaire (étape **5**), le phosphatidylinositol bisphosphate (PIP_2) en diacylglycérol (DAG, étape **6'**) et en inositol trisphosphate (IP_3) (étape **6**) (figure 11.19). Ces deux seconds messagers empruntent deux voies différentes.

Le **DAG** va activer une protéine kinase C, cytosolique (étape **7'**), qui va catalyser la phosphorylation de diverses protéines membranaires et cytosoliques (étape **8'**).

L'**IP_3** va se fixer sur un récepteur canal de la membrane du reticulum endoplasmique lisse (étape **7**) et provoquer son ouverture (étape **8**). Les ions **Ca^{2+}** contenus dans les citernes diffusent dans le cytosol (étape **9**) et vont se fixer sur la calmoduline (étape **10**). Ils constituent un **troisième messager.** La calmoduline, ainsi que les protéines phosphorylées (catalyse par la kinase C) permettent l'activation de diverses enzymes (étape **11**) catalysant la suite de la réponse cellulaire.

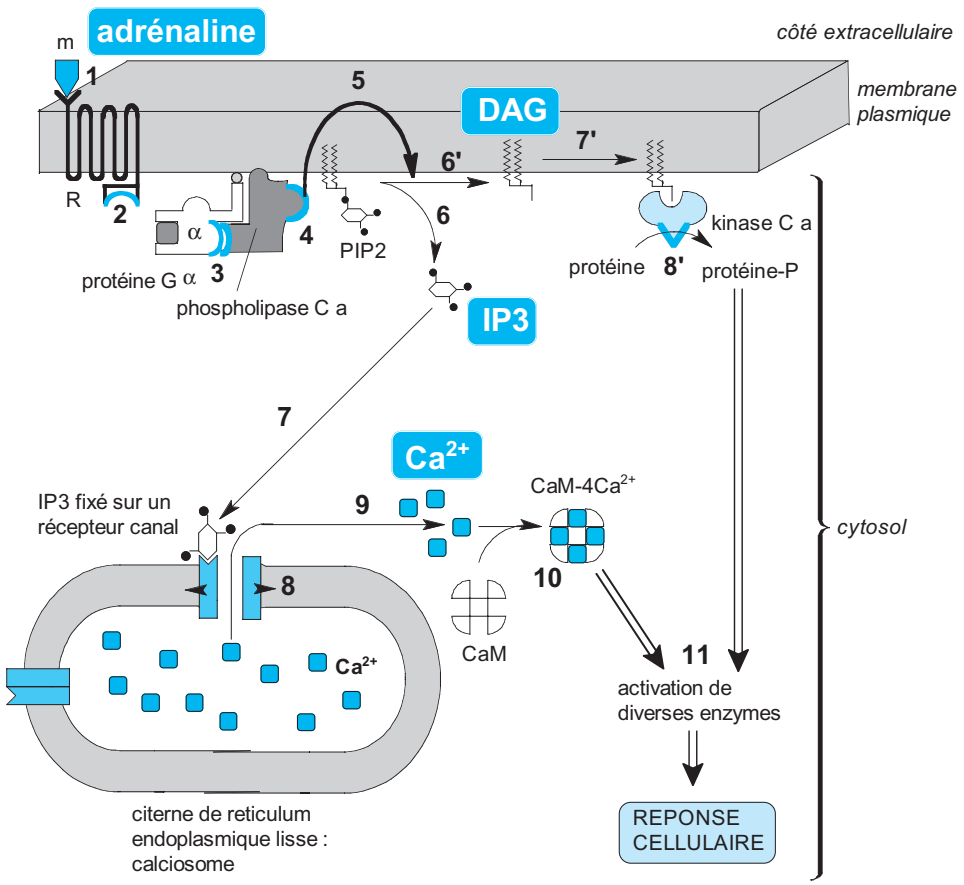


Figure 11.18 La voie des phospho-inositides et ses deux cibles (phospholipase C et kinase C).

Les premiers deuxième et troisième messagers mis en jeu sont écrits en blanc sur fond bleu ; les diverses étapes (de **1** à **11**) et les abréviations sont précisées dans le texte.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

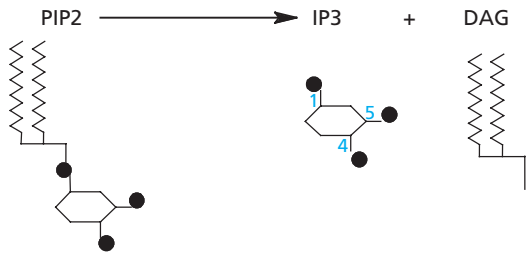


Figure 11.19
Clivage du PIP_2 en IP_3 et DAG.
Les numéros des carbones porteurs des groupements phosphoryles (ronds noirs) sont indiqués en bleu.

La diversité de la transduction concerne aussi la part active de la protéine G mise en jeu. On pensait d'abord que l'activité de cette protéine était due à la seule sous-unité α. On attribuait aux deux autres un rôle d'ancrage. On connaît aujourd'hui des exemples où la transduction est assurée par les sous-unités β γ (§ 11.3.3a et chapitre 17, § 17.3.2b).

Ainsi, de nombreuses variations sont observées, selon la nature des messagers, selon la nature du récepteur (c'est un facteur essentiel), selon le type de protéine G intervenant, selon la sous-unité active et selon les cibles membranaires impliquées.

➤ Amplification de la réponse

La figure 11.20 illustre cet aspect important. Lorsque la protéine G active se dissocie de la cible membranaire, elle peut se lier à nouveau à un récepteur associé au messager (figure 11.17, étape 15). Un messager fixé sur son RCPG peut donc être à l'origine de x cycles de protéines G activées, donc à l'origine de l'activation de x cibles cellulaires, l'adénylyl-cyclase dans cet exemple. Chacune de celles-ci engendre y seconds messagers dont chacun active une enzyme, une kinase qui, elle-même, peut activer z enzymes…

Ainsi, dans ce type de transduction, la fixation d'un seul messager sur son récepteur engendre souvent à la fin de la chaîne de réactions la formation de plusieurs millions de molécules de produits.

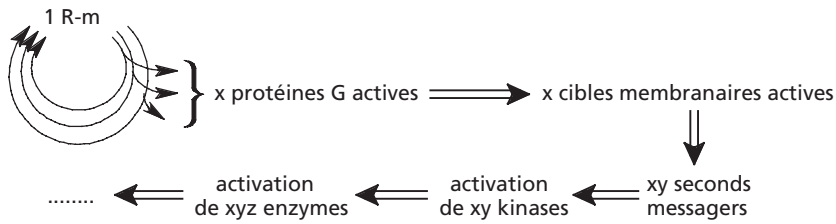


Figure 11.20 Amplification de la réponse transduite par une protéine G.

e) La désensibilisation des récepteurs

La figure 11.21a présente les résultats d'un protocole dans lequel des fibroblastes sont exposés brièvement (témoin) ou pendant des durées plus longues (2 minutes, 10 minutes et 60 minutes) à la même concentration de messager, l'isoprotérénol, un agoniste de l'adrénaline. Chaque lot est ensuite exposé une seconde fois, à des concentrations croissantes de ce même messager. On détermine alors l'activation de l'adénylyl-cyclase, cible membranaire dans ce type de transduction. On observe une atténuation de cette activation, d'autant plus forte que la première exposition a été longue. On qualifie ce processus de désensibilisation du récepteur. Nous l'avons déjà évoqué pour le récepteur ionotropique (§ 11.2.3e). Il consiste en un découplage du récepteur encore lié au messager et de la protéine G. Cette dissociation « prématurée » serait due à la phosphorylation catalysée par des enzymes (protéine kinase A, *G protein coupled receptor kinase* : GRK) de la boucle c3 et/ou de l'extrémité C terminale. Une autre protéine, l'arrestine viendrait alors prendre la place de la protéine, empêchant la réassociation d'une protéine G et d'un récepteur encore lié à son messager (figure 11.21b). Comment cette phosphorylation intervient-elle ?

Il semblerait que la fixation du messager, en entraînant un changement de conformation du récepteur, rende des sites de phosphorylation plus accessibles.

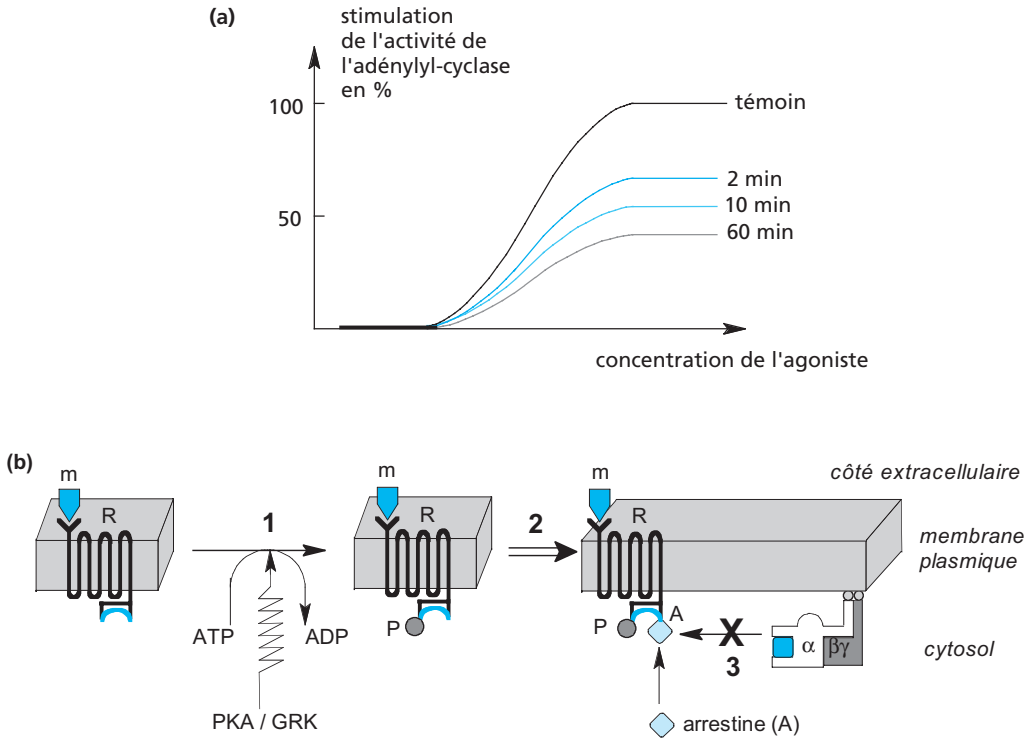


Figure 11.21 **(a)** Mise en évidence de la désensibilisation d'un récepteur (*d'après Schechter*) ; **(b)** processus moléculaire d'une désensibilisation.
1 : phosphorylation (P) catalysée par PKA et/ou GRK ; **2** : fixation d'arrestine (Ar) ; **3** : impossibilié d'association G/R.

Comment la désensibilisation prend-elle fin ? Les récepteurs désensibilisés sont rapidement internalisés par endocytose. Suit une déphosphorylation des secteurs affectés par la désensibilisation. Enfin, une exocytose permet de les recycler dans la membrane plasmique. La figure 11.22 regroupe ces différentes étapes.

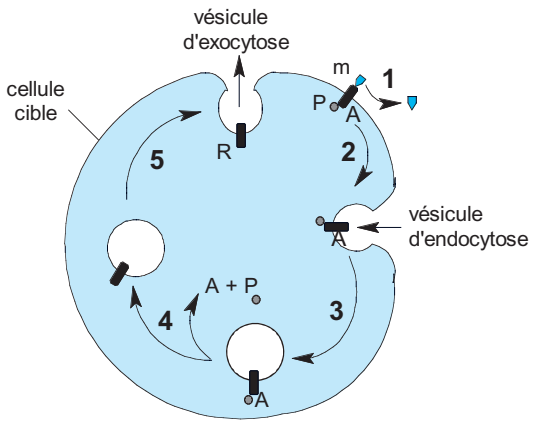


Figure 11.22 Diverses étapes de la resensibilisation d'un récepteur.
1 dissociation m/R ; **2** et **3** endocytose ; **4** : déphosphorylation et départ de l'arrestine (A) ; **5** : exocytose incorporant le récepteur resensibilisé au plasmalemme.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Quelle signification accorder à la désensibilisation ? Ce processus est interprété comme un mode de contrôle fin de la transmission des signaux, qui empêche une stimulation excessive par réduction de la réponse.

Au terme de ce paragraphe, nous avons vu comment divers acteurs moléculaires membranaires coopèrent dans une **signalisation** cellulaire où la transduction indirecte entraîne une réponse plus lente que celle faisant intervenir un récepteur ionotropique. Dans ce qui suit, la diversité des modes de transduction est illustrée par des exemples de corrélations empruntés au programme. Nombre d'entre eux sont simplement mentionnés pour mémoire et détaillés ailleurs. Seul le paragraphe 11.3.2 complète l'analyse précédente en présentant le détail d'un processus. Le tableau 11.3 recense les divers exemples de mode d'action choisis et situe leur étude détaillée dans cet ouvrage.

Tableau 11.3 Quelques modalités de la transduction du signal par les récepteurs membranaires couplés à des protéines G.

Les messagers hormonaux sont notés en bleu, les neurotransmetteurs en noir.

Messager	Cellules cibles	Récepteur	Chaîne de transduction	Effet	Étude détaillée
Glucagon Adrénaline	C. hépatiques	β_2.adrénergiques	Protéines Gs Adénylyl cyclase activée [AMPc] augmentée	Activation de la glycogénolyse	§ 11.3.2
Acétylcholine	C. nodales (NSA)	Muscarinique	Protéines Gi Adénylyl cyclase inhibée [AMPc] diminuée	Chronotrope négatif	§ 17.3.2b
Adrénaline **Noradrénaline**	C. nodales (NSA)	β_1.adrénergiques	Protéines Gs Adénylyl cyclase activée [AMPc] augmentée	Chronotrope positif	§ 17.3.2c
Adrénaline **Noradrénaline**	Cardiomyocytes	β_1.adrénergiques	Protéines Gs Adénylyl cyclase activée [AMPc] augmentée	Inotrope positif	§ 17.3.2c
Noradrénaline	C. lisses de la media des artérioles (quelle que soit leur localisation)	α.adrénergiques	Protéines Gq Phospholipase activée [Ca^{2+}] augmentée	Vasoconstricteur	§ 18.1.2b
Adrénaline	C. lisses de la media des artérioles de la peau, des viscères abdominaux	α.adrénergiques	Protéines Gq Phospholipase activée [Ca^{2+}] augmentée	Vasoconstricteur	§ 18.1.2b
Adrénaline	C. lisses de la media des artérioles des muscles squelettiques et des coronaires	β_2.adrénergiques	Protéines Gs Adénylyl cyclase activée [AMPc] augmentée	Vasodilatateur	§ 18.1.2b

11.3.2 Un exemple de mode d'action d'hormones à récepteurs périphériques : celui du glucagon et de l'adrénaline lors de l'exercice musculaire

Voir chapitre 10, § 10.1

L'exercice musculaire, comme nous l'avons signalé dans le chapitre 10, fait intervenir diverses corrélations hormonales, utilisant le glucagon et l'adrénaline. Ces hormones sont libérées à la suite d'une diminution de la glycémie et d'une stimulation du système nerveux sympathique. Leurs cibles sont soit les cellules hépatiques (pour le glucagon), ou les cellules hépatiques et les myocytes striés squelettiques (pour l'adrénaline). La réponse commune est la glycogénolyse. Nous avons déjà exposé une partie des processus de transduction au paragraphe 3.1.1. La figure 11.23 complète ces données. La protéine G engagée est une protéine de type G_s qui intervient par sa sous-unité α. On retrouve l'amplification de la réponse ainsi que sa cohérence : non seulement la glycogénolyse est stimulée mais la glycogénogenèse est aussi inhibée. Ce schéma vaut aussi bien pour le glucagon que pour l'adrénaline agissant *via* des récepteurs de type β_2. Le glucose ainsi mobilisé permet de restituer la glycémie à sa valeur consigne et de fournir l'excédent de métabolite consommé par l'exercice musculaire.

11.3.3 Diversité des récepteurs et diversité des effets des messagers sur les cellules cardiaques

a) Mode d'action de l'ACh sur les cellules nodales sinusales (effet chronotrope négatif)

Voir chapitre 17, § 17.3.2b

L'acétylcholine provoque une diminution du rythme cardiaque. Cette réponse, qualifiée d'effet chronotrope négatif, est détaillée au chapitre 17. Ce messager agit sur les cellules nodales via des **récepteurs muscariniques**. La muscarine est un agoniste du neurotransmetteur sur cette cible. La réponse est plus lente que celle observée sur le myocyte strié squelettique, un délai de quelques dizaines de ms est observé (30 à 40 ms). Ces récepteurs, nommés mAChR, sont couplés à une protéine G. La transduction membranaire est indirecte. Nous avons déjà évoqué ce cas au paragraphe 11.1.3, la spécificité d'une réponse à un messager dépend avant tout des récepteurs. Dans le cas présent, il s'agit de récepteurs cholinergiques de type M2. La protéine G concernée est une protéine de type G_i. Elle agit par l'intermédiaire de ses deux sous-unités α et $\beta\gamma$.

b) Mode d'action des catécholamines sur le cœur

➤ Adrénaline, noradrénaline et leurs récepteurs

Voir chapitre 10, § 10.1

L'adrénaline et la noradrénaline sont des catécholamines, leur molécule comporte un noyau catéchol (tableau 10.2 et figure 10.6). La première est un messager hormonal, produit par les médullo-surrénales, à la suite d'une stimulation du système nerveux orthosympathique, lors d'un stress, d'un exercice musculaire… La seconde est fondamentalement un neurotransmetteur, libéré par la majorité des synapses terminales du système nerveux orthosympathique. Cette opposition n'est pas sans exception. Les médullosurrénales libèrent également dans la circulation une faible quantité de noradrénaline, qui agit alors en tant que messager hormonal. Nous négligerons cet aspect.

Les catécholamines agissent exclusivement sur des récepteurs membranaires couplés à une protéine G. Ces récepteurs adrénergiques appartiennent à trois familles α_1, α_2, et β. Les deux premières comportent trois sous-groupes et la dernière est subdivisée en β_1, β_2 et β_3. On connaît donc aujourd'hui au moins neuf types de récepteurs adrénergiques, caractérisés entre autre par leurs agonistes et antagonistes (encart 11.2). On ne trouve dans le cœur que des récepteurs de type β_1.

➤ Effet chronotrope positif sur les cellules nodales sinusales

Voir chapitre 17, § 17.3.2c

Sur cette cible, l'adrénaline agit par des récepteurs β_1 couplés à une protéine G_s. Seule la sous-unité α agit, et ce de deux façons complémentaires. La fréquence cardiaque est augmentée. Ces effets sont opposés à ceux de l'acétylcholine sur cette même cible. Les cathécholamines et l'acétylcholine ont une action antagoniste sur la fréquence cardiaque.

➤ Effet inotrope positif sur les cardiomyocytes auriculaires et ventriculaires

Les catécholamines augmentent la force contractile des cardiomyocytes. La liaison de ces messagers aux récepteurs β_1 de ces cellules stimule l'activité de l'adénylyl-cyclase *via* une

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

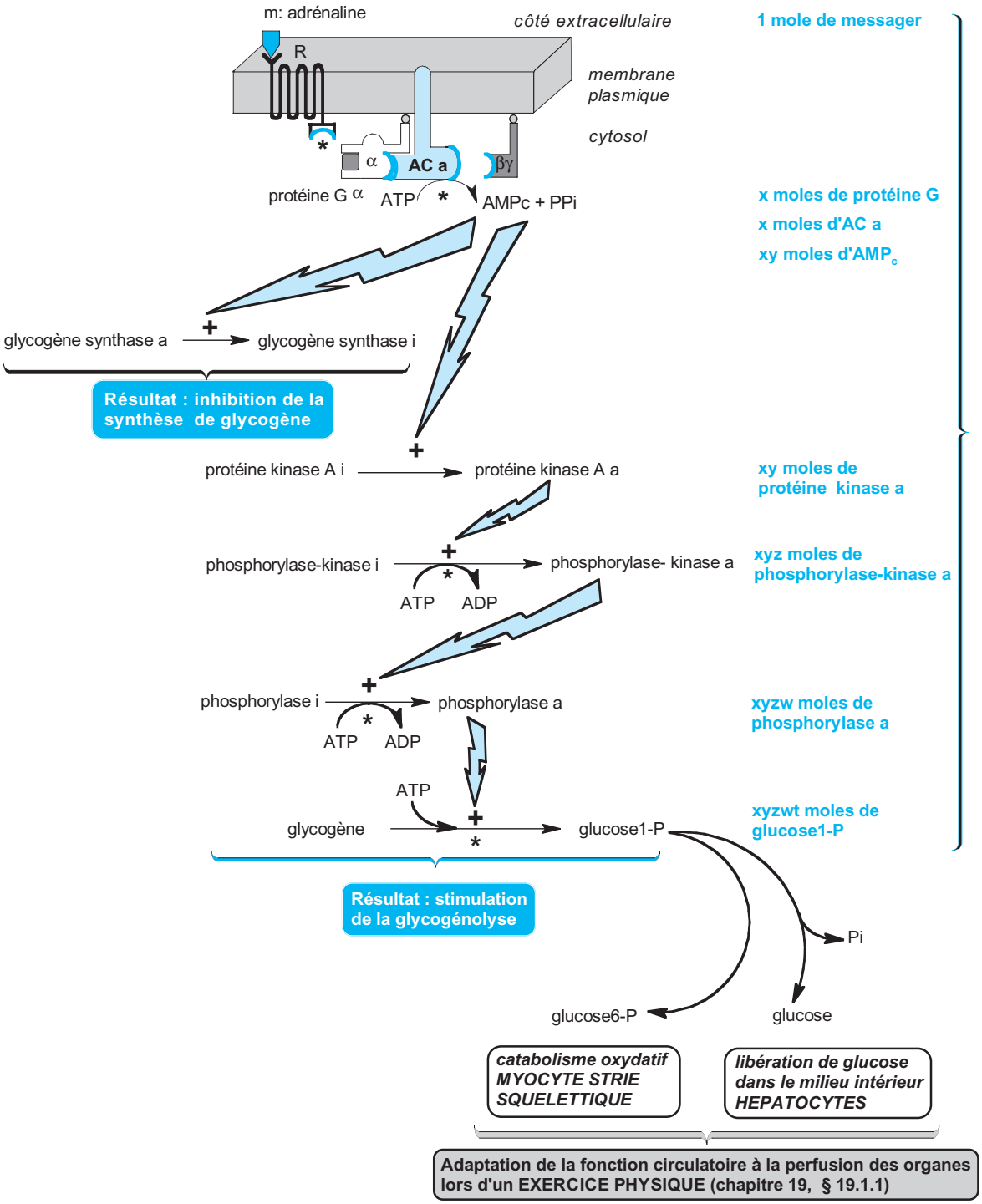


Figure 11.23 Mode d'action de messagers (glucagon ou adrénaline) induisant une glycogénolyse (hépatocytes et myocytes striés squelettiques).
+ : stimulation ; * : réactions amplifiées ; notez que les deux résultats vont dans le même sens.

protéine G_s. L'augmentation de la concentration en AMP_c qui en résulte active une protéine kinase A qui à son tour stimule l'ouverture des canaux à Ca^{2+} en les phosphorylant. Le courant calcique entrant est augmenté. Nous verrons au chapitre 14 que cet influx accru de Ca^{2+} augmente le nombre d'interactions myosine-actine. Cela explique l'augmentation de la force contractile des cardiomyocytes.

Nous avons vu auparavant que ces mêmes messagers augmentent la fréquence cardiaque. La durée d'une phase de contraction relâchement est donc raccourcie. Cette réponse est également due aux catécholamines qui agissent par la même voie de signalisation. Des protéines activées par la PKA accélérent le retour à une concentration calcique cytosolique faible. Elles stimulent la séquestration du calcium par le reticulum endoplasmique et son efflux par la membrane plasmique.

Nous avons ici un bel exemple de la cohérence de l'action d'un messager sur sa cible, déjà évoquée au paragraphe 11.3.2.

ENCART 11.2

Agonistes et antagonistes adrénergiques

Rappelons tout d'abord qu'un agoniste se lie en général au même site que le messager et qu'il induit une réponse cellulaire équivalente. Un antagoniste se lie au récepteur, empêche la liaison du messager physiologique, mais ne provoque pas de réponse. La liaison de l'antagoniste peut se faire sur le site du messager (antagoniste compétitif), ou ailleurs (antagoniste non compétitif). Toutes ces molécules ont un grand intérêt. Ce sont des outils pour l'analyse des relations messager/récepteur. Elles ont aussi de nombreuses applications pharmacologiques.

Les agonistes α1-adrénergiques sont utilisés comme décongestionnants de la muqueuse nasale. Leurs effets vasoconstricteurs (chapitre 18) diminuent le débit sanguin à ce niveau responsable du gonflement de la muqueuse et de l'obstruction des voies aériennes.

Il existe des antagonistes α-adrénergiques, comme la phentolamine, utilisé comme antihypertenseur (chapitre 18).

Les agonistes β2-adrénergiques sont avant tout utilisés dans le traitement de l'asthme. Cette affection se traduit entre autre par une ventilation « sifflante » due à la diminution du calibre de la lumière bronchique (TP5). Ces molécules s'opposent à ces effets car elles provoquent un relâchement des muscles lisses bronchiques, c'est-à-dire une bronchodilatation.

Les antagonistes β, ou encore β bloquants comme le propanolol, abaissent la fréquence et le débit cardiaques (chapitre 17). Ils permettent de diminuer la fatigue du cœur et sont prescrits pour éviter une récidive d'infarctus. Ce sont des β 1 bloquants qui sont utilisés dans ce cas. D'autres β bloquants ont des propriétés hypotensives (que l'on n'arrive pas encore à expliquer) et sont largement utilisés dans le traitement de l'hypertension.

11.3.4 Diversité des récepteurs et diversité des effets d'un même messager sur les cellules vasculaires

a) Effet vasoconstricteur via un récepteur α adrénergique

Les vaisseaux concernés sont les artères musculaires et artérioles des reins, de divers viscères abdominaux et de la peau, ainsi que diverses veines. En ce qui concerne les artères coronaires et celles des muscles striés squelettiques les processus sont plus complexes seront abordés dans les chapitres 18 et 19.

Les récepteurs noradrénergiques des myocytes lisses mis en jeu sont de type α_1 pour les artères et artérioles et α_2 pour les veines. C'est la voie des phosphoinositides qui est mise en jeu (chapitres 18 et 19). Elle aboutit à la modulation de diverses enzymes entraînant la contraction de ces cellules, à l'origine d'une vasoconstriction.

b) Effet vasodilatateur via un récepteur β adrénergique

Une relaxation de ces mêmes muscles est déclenchée par les mêmes messagers se liant à des récepteurs β_2 couplés à une protéine G_s responsable de l'activation de l'adénylyl-cyclase.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

c) Conséquence : diversité des effets des catécholamines

Ces messagers, bien qu'agissant toujours sur des récepteurs couplés à une protéine G ont des actions multiples et complexes qui dépendent de divers facteurs.

- La nature et la quantité de messager émis : l'adrénaline et la noradrénaline ont des molécules proches mais n'ont cependant pas des effets absolument identiques. De plus elles sont émises en quantités variables selon la situation physiologique. Une synapse terminale du système orthosympathique libère essentiellement de la noradrénaline. Les médullosurrénales libèrent de l'adrénaline mais aussi de la noradrénaline en plus faible quantité.
- L'affinité de ces messagers pour les récepteurs : pour les récepteurs α, la noradrénaline montre une affinité supérieure à celle de l'adrénaline ; c'est l'inverse pour les récepteurs β.
- Le type de transduction membranaire. Les récepteurs β sont couplés à une protéine G_s et la liaison du messager induit l'activation de l'adénylyl-cyclase. La transduction *via* les récepteurs α est plus variée, aboutissant à l'inhibition de l'adénylyl-cyclase ou à la mise en jeu de la voie des phosphoinositides.
- L'équipement de la cible en récepteurs : dans de nombreux cas la cible possède les deux types α et β. Selon leur proportion, la réponse ne sera pas la même.

Tout ceci explique la variété et la complexité des réponses observées. Le chapitre 19 illustre cette notion.

11.4 MODE D'ACTION DE MESSAGERS À RÉCEPTEURS INTRACELLULAIRES, HORMONES STÉROÏDES ET THYROÏDIENNES

11.4.1 La localisation nucléaire de la réponse à certains messagers

Nous emprunterons divers exemples à l'analyse du contrôle du développement post-embryonnaire de divers animaux. La régression de la queue du têtard des Anoures, transformation importante du développement post-embryonnaire est induite par la synthèse de collagénase, une enzyme qui catalyse la digestion de la matrice extracellulaire (apoptose et autophagie interviennent également). Des analyses montrent que le pic de T_3, hormone thyroïdienne essentielle du contrôle de la métamorphose des amphibiens précède de peu la synthèse de collagénase. On montre également qu'entre les deux intervient la transcription des ARN_m de collagénase. L'hormone thyroïdienne T_3 active la transcription des gènes codant cette enzyme, qui catalyse la dégénérescence de la queue.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 12, § 12.5.4

Nous avons également vu que l'ecdysone, une hormone stéroïde contrôlant la métamorphose chez les insectes provoque l'apparition de « *puffs* » où s'incorpore de l'uridine tritiée. Dans ces deux cas, ces messagers hormonaux, capables de franchir le plasmalemme de leur cible, activent des gènes. S'ensuivent une transcription et une protéosynthèse spécifiques. Ces messagers agissent donc directement sur le génome en modulant la transcription. Le complexe hormone récepteur est donc un facteur transrégulateur.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 11, § 11.2.3

Où sont précisément localisés les récepteurs ?

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 10, § 10.3.2

Remarques :

– Certains messagers à récepteurs intracellulaires, au lieu d'activer la transcription, l'inhibent. Leur action est donc une modulation de la transcription.

– Les messagers à récepteurs membranaires vus avant (§ 11.3) peuvent également agir sur la transcription de certains gènes. La vasopressine ou encore ADH (hormone antidiurétique, encart 10.3) favorise la réabsorption d'eau dans le segment distal du néphron des mammifères. Cette hormone peptidique, à récepteur membranaire agit *via* une protéine G_s en augmentant l'activité de l'adénylyl cyclase. L'augmentation de l'AMP_c active une protéine kinase A qui catalyse la phosphorylation d'un facteur nommé CREB. Ce dernier est alors adressé au noyau dans lequel il stimule la synthèse d'une aquaporine qui s'incorpore au plasmalemme apical. La réabsorption d'eau par le néphron est ainsi

facilitée. Dans ce cas, le complexe hormone récepteur reste membranaire et n'est pas directement responsable de la modulation de l'activité génique à la différence des messagers abordés dans ce paragraphe.

Cette dernière remarque amène à tempérer ce qui précède. Un changement transcriptionnel n'indique donc pas forcément que le récepteur primaire est intracellulaire. Par contre, si lors de l'utilisation d'un messager radiomarqué ou fluorescent, on le localise dans le noyau cela constitue la preuve irréfutable qu'il s'agit d'un récepteur intracellulaire.

11.4.2 La localisation intracellulaire des récepteurs et la constitution du complexe hormone-récepteur

a) Les deux localisations intracellulaires

Nous avons vu au paragraphe 11.1.2 que divers messagers ont des récepteurs intranucléaires. Ce qualificatif est justifié au paragraphe suivant. Ces messagers, grace à leur nature lipophile franchissent la membrane plasmique. La plupart diffusent jusqu'au noyau où sont localisés leurs récepteurs. Ceci concerne la majorité des messagers lipophiles, dont les hormones thyroïdiennes et les hormones sexuelles. Cependant certains, comme les glucocorticoïdes (hormones libérées lors d'un stress ou d'un exercice musculaire) possèdent des récepteurs cytosoliques. La liaison hormone récepteur provoquerait la libération d'une protéine chaperonne qui rendait le récepteur inactif. De plus, elle permet l'adressage du complexe hormone-récepteur vers le noyau. La figure 11.24 résume ces deux cas. Quoi qu'il en soit, à terme, le complexe se retrouve dans le noyau.

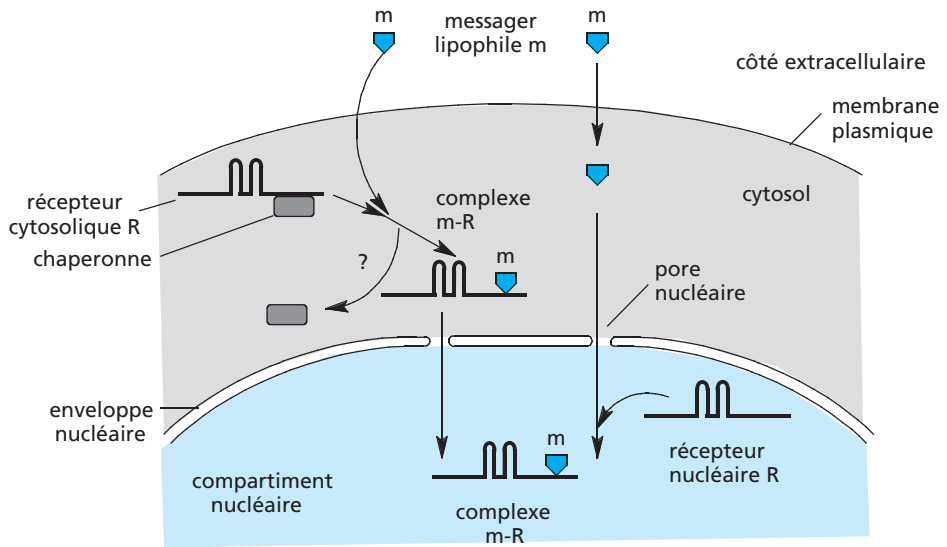


Figure 11.24 Dynamique de la localisation intracellulaire des récepteurs intranucléaires.

Remarques :

– Le rôle des chaperonnes n'est pas clairement élucidé. Elles pourraient ne pas se détacher et avoir également un rôle dans le noyau.

– Certains récepteurs nucléaires sont, en absence de ligand, déjà fixés à l'ADN où ils répriment la transcription.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 10, § 10.3.2d

b) La structure commune des récepteurs intranucléaires

Le clonage des gènes codant ces récepteurs ainsi que le séquençage révèlent une structure de base commune avec six domaines (figure 11.25). Les domaines A/B, du côté N-terminal, variables selon le type de récepteur, sont dits de transactivation : ils agissent sur le taux de transcrip-

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

tion en interagissant avec le complexe ARN pol ou des co-modulateurs. Le domaine C, très conservé dans les divers récepteurs, permet la liaison du complexe à l'ADN. Le secteur D joue le rôle de charnière, fondamental dans les changements de conformation de la molécule. Les domaines E/F regroupent divers sites de liaison : site de liaison au messager, site de dimérisation, site de liaison avec d'autres molécules modulatrices de la transcription. Toutes ces caractéristiques sont reprises dans les aspects fonctionnels, au cours des paragraphes suivants. Tous ces récepteurs apparentés en séquence et structure sont qualifiés de « nucléaires » même si certains ont une localisation cytosolique.

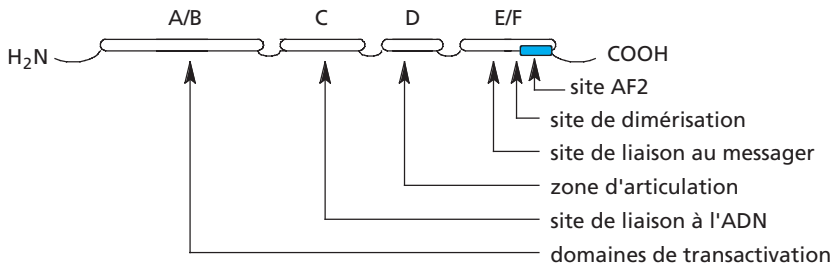


Figure 11.25 Les grands domaines des récepteurs intracellulaires.

c) La constitution du complexe hormone-récepteur et ses conséquences

Le messager se fixe sur une séquence du domaine E. Cette liaison a plusieurs conséquences. Elle permet de démasquer les séquences d'adressage nucléaire et de détacher le chaperon dans le cas de récepteurs cytosoliques. Elle entraîne aussi, dans tous les cas, un changement de conformation autorisé par le domaine pivot D. Cette nouvelle forme rend actif le secteur AF2 du domaine E qui, dès lors, peut interagir avec certaines protéines co-modulatrices (§ 11.4.4b).

Comment ce complexe devient-il actif ?

11.4.3 La fixation du complexe hormone-récepteur sur l'ADN

a) La mise en évidence de la fixation du complexe hormone-récepteur sur l'ADN

On utilise de petits fragments d'ADN, radiomarqués, contenant la séquence consensus de fixation du complexe récepteur-messager. On les met en présence ou non d'extraits nucléaires. On fait migrer les deux préparations sur un gel de polyacrylamide. Suit une autoradiographie (figure 11.26). La migration ne se réalise pas à la même vitesse. Le « retard » observé pour une piste s'explique par une taille plus grande des particules migrantes, qui comportent l'ADN associé au récepteur intracellulaire. Cette association, qui implique une reconnaissance, est réalisée au niveau du domaine C.

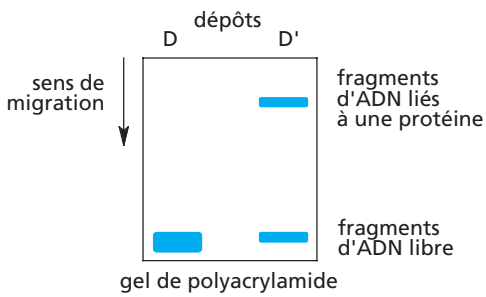


Figure 11.26
Technique du « gel retard ».

Quelles sont les particularités de l'ADN impliqué dans cette fixation ?

b) Les séquences de l'ADN impliquées dans la liaison

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 10, § 10.3.2d

Les sites de liaison sur l'ADN ont été identifiés et séquencés. Il s'agit de séquences spécifiques, nommées HRE (pour *Hormone Response Element*), situées en amont de la partie codante dans le promoteur ou dans des régions régulatrices plus éloignées. Un HRE comporte trois secteurs : les deux extrêmes sont de courtes séquences spécifiques de nucléotides identiques, orientées « tête bêche », ou « dos à dos », ou dans le même sens. Le secteur central qui les sépare est constitué d'un petit nombre, variable (1 à 5), de bases quelconques (figure 11.27b). La figure 11.27a illustre le HRE des glucocorticoïdes. Notez qu'il s'agit d'un palindrome : les deux brins ont la même séquence 5', 3'. La duplication du site de liaison explique que le complexe se fixe sous la forme d'un dimère (§ 11.4.3d).

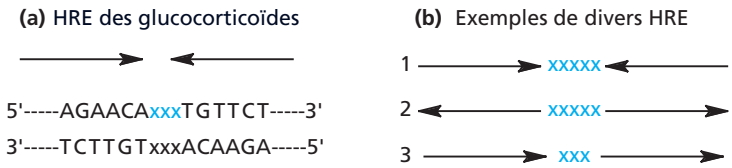


Figure 11.27 Structure du HRE.

Comment est réalisée la liaison du complexe hormone-récepteur à l'ADN du gène contrôlé ?

c) La fixation au HRE par un domaine en « doigt à zinc »

Voir chapitre 10, encart 10.5

Cet aspect a déjà été développé dans l'ouvrage de biologie de première année. Chaque récepteur est une protéine « dactyle » : elle possède deux doigts verrouillés par un ion Zn^{2+} lié par covalence à quatre résidus cystéine (protéine à « doigts à zinc »). Un doigt est logé dans le grand sillon dont il reconnaît les séquences spécifiques (figure 11.28). L'autre doigt interviendrait dans la stabilisation du dimère (§ suivant).

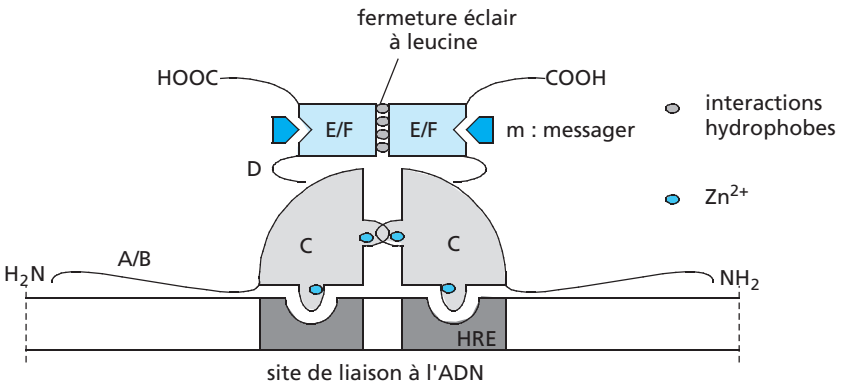


Figure 11.28 Liaison récepteur-ADN, schématisation d'un dimère fonctionnel.

d) La réalisation d'un dimère

Nous avons signalé l'existence de séquences dupliquées sur l'ADN. Une molécule de récepteur se fixe sur chacune d'elles. Ce positionnement est suivi par la réalisation de liaisons entre des domaines spécifiques de deux récepteurs proches. Une « fermeture éclair » à leucine met en jeu des interactions hydrophobes associant un secteur en hélice du domaine E riche en acides aminés hydrophobes (leucine, isoleucine et valine) de chaque protomère. De plus, comme nous l'avons déjà signalé, un des deux doigts à zinc stabiliserait aussi ce dimère. Ce peut être un homodimère pour de nombreuses hormones stéroïdes, un hétérodimère pour les hormones thyroïdiennes.

Comment ce dimère agit-il ?

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

11.4.4 Le complexe hormone-récepteur dimérique : un activateur ou un répresseur de transcription

a) Un modèle classiquement admis

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 10, § 10.3.2

On considère classiquement que le complexe dimérique est un modulateur qui modifie le niveau de transcription dû aux facteurs généraux TF II. Lorsque la transcription est stimulée, le complexe est un activateur, lié à un HRE qui a valeur d'amplificateur (*enhancer*). Quand elle est inhibée, le complexe a valeur de répresseur lié à un HRE de type atténuateur (*silencer*). Ce modèle n'explique pas les mécanismes intimes de la modulation. Notamment, il ne prend pas en compte les variations de conformation de la chromatine, associées à son changement d'activité.

b) Un autre modèle faisant intervenir un nouveau groupe moléculaire : les corégulateurs

Des données expérimentales de la fin des années 1980 et des années 1990 montrent que d'autres molécules interviennent dans les interactions entre facteurs de transcription spécifiques et facteurs généraux de transcription. Elles appartiennent à la famille des corégulateurs. On en connaît actuellement une trentaine, que l'on sépare en deux groupes, celui des coactivateurs et celui des corépresseurs.

Les corégulateurs identifiés ont été séquencés. Divers aspects de leurs caractéristiques fonctionnelles ont été établis. Ils montrent tous un motif particulier, unique ou répété, qui permet leur reconnaissance par le récepteur lié au messager (coactivateurs) ou par le récepteur « inerte » (sans messager lié). De plus ils présentent des activités enzymatiques antagonistes, soit par eux-mêmes, soit en liant une autre protéine. Pour les coactivateurs, il s'agit d'une activité HAT (Histone AcétylTransférase). Exercée sur les histones, elle est à l'origine d'une conformation chromatinienne ouverte, favorable à la transcription. Les corépresseurs sont associés à une activité HDAC (Histone DésACétylase), qui a des effets opposés à la précédente : ils engendrent une conformation chromatinienne fermée, associée à la répression de la transcription. Ces propriétés sont résumées dans le tableau 11.3.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 10, § 10.3.2

TABLEAU 11.3 QUELQUES CARACTÉRISTIQUES DES CORÉGULATEURS.

	Corégulateurs	
	Coactivateurs	**Corépresseurs**
Motif de liaison	Liaison au complexe m-R par une NR box	Liaison au récepteur libre par une CoR NR box
Activité enzymatique associée	Histone Acétyltransférase HAT	Histone Désacétylase HDAC
Conformation de la chromatine	Ouverte	Fermée
Transcription	Activée	Réprimée

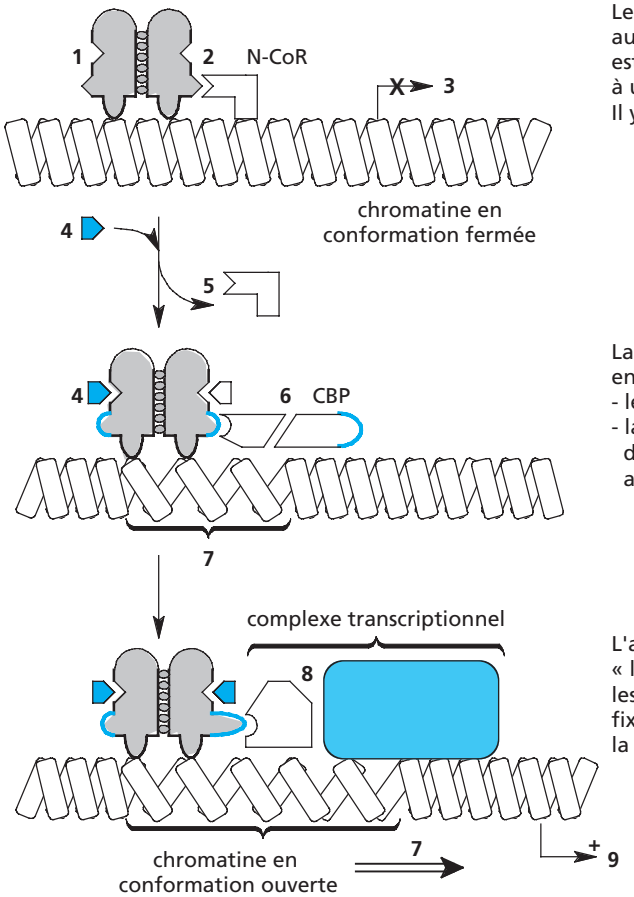
Comment les trois groupes moléculaires, modulateurs, corégulateurs et facteurs principaux de transcription interfèrent-ils dans la modulation de la transcription ?

Ce modèle suggère que le récepteur nucléaire oscillerait entre deux états (figure 11.29) :

- un état de répression constitutive, dans lequel le messager n'est pas lié au récepteur. Par contre, il serait lié constitutivement au niveau de AF2 (domaine E/F), à un corépresseur (NCoR) exprimant une activité HDAC. La chromatine, condensée, est réprimée ;

- un état activé, par la liaison avec le messager. Cette association, responsable de la variation de conformation du complexe, entraîne la libération de NCoR et son remplacement par un coactivateur, NCoA. La protéine NCo/SRC est l'un de ceux-ci. Elle interagit avec une acétylase, la CBP. L'acétylation locale des histones qui en résulte ouvre la chromatine ce qui la rend accessible aux facteurs généraux de la transcription qui est ainsi stimulée.

Les corégulateurs sont donc actuellement interprétés comme des intermédiaires entre modulateurs et facteurs généraux de transcription adaptant les signaux constitués par la fixation des activateurs et des répresseurs sur leur HRE. Ces faits sont très simplifiés. L'activité des corégulateurs fait intervenir d'autres protéines. De plus, ces facteurs sont eux-mêmes l'objet de contrôle, notamment par des kinases. La multiplicité des intervenants est responsable de contrôles très fins et variés.



Le messager n'est pas lié au récepteur **(1)**. Ce dernier est associé constitutivement à un corépresseur N-CoR **(2)**. Il y a répression **(3)**.

La liaison messager récepteur **(4)** entraîne :
- le départ de N-CoR **(5)**
- la liaison par un autre facteur **(6)** d'une protéine à activité acétylase CBP.

L'acétylation provoque « l'ouverture » de la chromatine **(7)** ; les facteurs de transcription se fixent sur le promoteur **(8)** et la transcription peut s'initier **(9)**.

Figure 11.29 Modèle faisant intervenir des corégulateurs et une activité enzymatique (HAT et HDAC) catalysant les changements de conformation de la chromatine.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

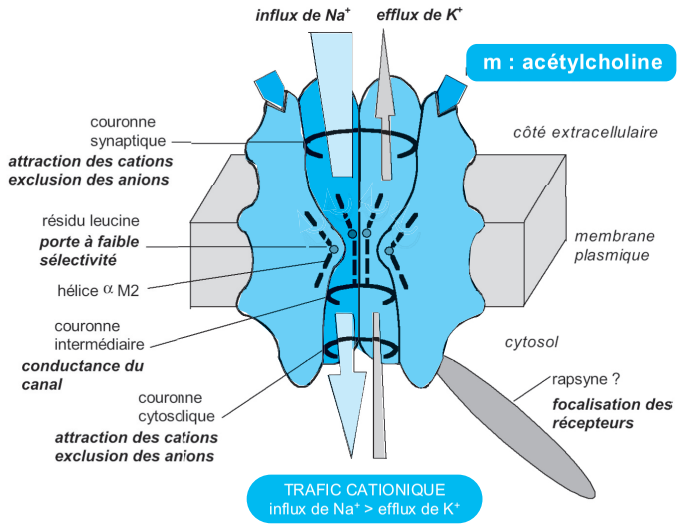
RÉCEPTEURS de MESSAGERS

RÉCEPTEURS PÉRIPHÉRIQUES
(messagers hydrosolubles)

./...

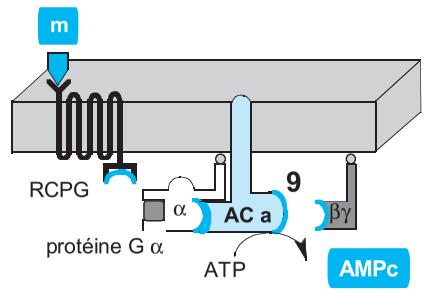
RÉCEPTEUR IONOTROPIQUE :
CANAL LIGAND-DÉPENDANT

RÉCEPTEURS MÉTABOTROPIQUES : RCPG



TRAFIC CATIONIQUE
influx de Na^+ > efflux de K^+

PPSE puis potentiel d'action musculaire



suite de réactions

RÉPONSE CELLULAIRE

suite de réactions

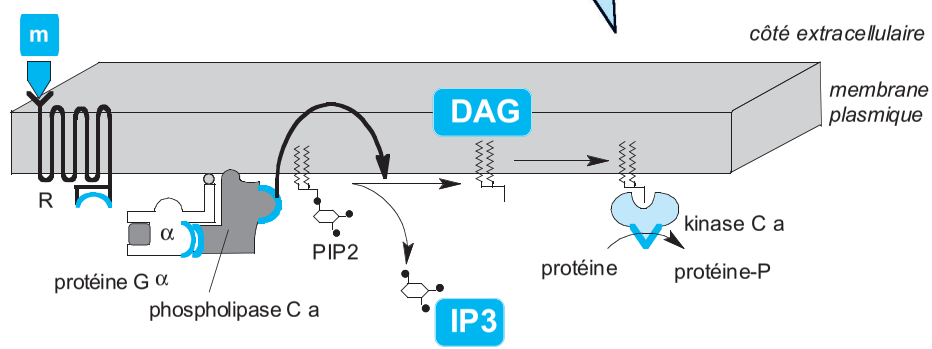


Figure de synthèse

./...

RÉCEPTEURS INTRACELLULAIRES
(*messagers lipophiles*)

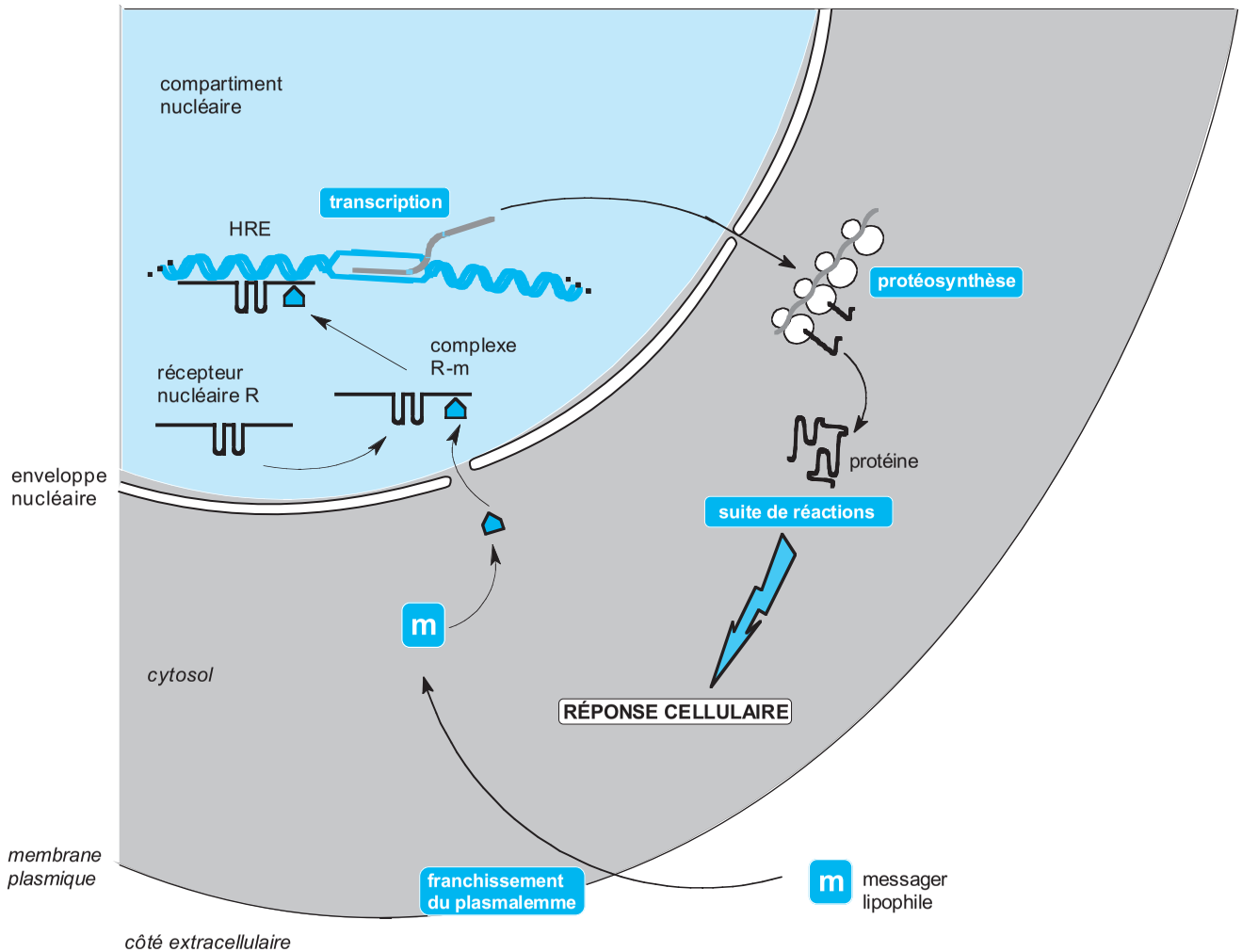


Figure de synthèse (suite)

RÉVISER

L'essentiel

L'action d'un messager sur sa cible commence par sa liaison avec un récepteur. Les messagers hydrosolubles (divers hormones et paracrines) sont pris en charge par un récepteur périphérique. La réponse cellulaire est réalisée par une chaîne de réactions faisant intervenir des molécules du plasmalemme et du cytosol.
L'ACh agit sur la cellule musculaire striée squelettique en se fixant sur un récepteur nicotinique (nAChR). Cette protéine est un canal ligand dépendant. La fixation du messager entraîne l'ouverture du canal et un trafic cationique à l'origine d'un PPSE.
L'ACh peut aussi agir via un RCPG. Il s'agit alors de récepteurs muscariniques, mAChR. Diverses hormones hydrosolubles comme le glucagon, l'adrénaline et des neurotransmetteurs comme la noradrénaline se fixent également sur des RCPG. Ces récepteurs périphériques sont à l'origine d'une transduction membranaire faisant intervenir de nombreuses molécules dont la protéine G. La cible membranaire peut être l'adénylyl-cyclase et l'AMP_c produit joue le rôle de second messager. Dans la voie des phosphoinositides ce sont l'IP_3 et le diacylglycérol qui jouent ce rôle alors que l'ion Ca^{2+} est un troisième messager. Dans ces voies de signalisation la réponse est fortement amplifiée. Enfin, les RCPG à la suite d'expositions successives au messager peuvent être désensibilisés : ils sont à l'origine d'une réponse plus faible voire abolie un certain temps.
Le contrôle nerveux et hormonal de l'activité cardiaque met en jeu des messagers (ACh, noradrénaline, adrénaline) se liant à des RCPG. Il en est de même pour le contrôle de la vasomotricité.
Les hormones lipophiles (stéroïdes et thyroïdiennes) peuvent franchir le plasmalemme. Leurs récepteurs sont intracellulaires, cytosoliques ou nucléaires. Tous ces récepteurs, protéiques, ont une structure commune, avec, en particulier, un site de fixation au messager et un site de fixation à l'ADN. Le complexe hormone – récepteur constitue un dimère et se fixe sur une séquence précise d'ADN (HRE) par un domaine en doigt à zinc. Il agit alors en tant que corégulateur et participe à l'activation (coactivateur) ou la répression (corépresseur) de la transcription d'un gène. Son action favorise respectivement une conformation ouverte ou fermée du secteur de chromatine à laquelle il est lié (figure de synthèse).

Attention

- Prenez en compte la nature chimique d'un messager hormonal pour connaître le type de récepteur auquel il se lie.
- Ne faites pas de généralisation hâtive : si un messager à récepteur intracellulaire agit sur le génome, un messager à récepteur périphérique peut provoquer une réponse cytosolique mais aussi parfois une réponse nucléaire dans laquelle la transcription d'un gène est modulée.
- Retenez bien que la spécificité d'une réponse dépend avant tout du récepteur et non du messager.
- Rappelez-vous que l'acétylcholine admet des récepteurs variés (ionotropique et métabotropique) alors que les catécholamines ont seulement des RCPG, récepteurs métabotropiques.
- Maîtrisez bien le vocabulaire relatif à cette partie : transduction, signalisation…

Mots-clés

- adénylyl-cyclase
- agoniste
- AMP_c
- antagoniste
- Ca^{2+}
- communication
- corégulateur
- hormone stéroïde
- hormone thyroïdienne
- IP_3
- mode d'action
- protéine G
- récepteur couplé à une protéine G
- récepteur intracellulaire
- récepteur muscarinique
- récepteur nicotinique
- récepteur périphérique
- récepteur ionotropique
- récepteur métabotropique
- second messager
- signalisation
- transduction
- troisième messager

RÉVISER

Attention (suite)

- Retenez avant tout les grandes lignes des chaînes de transduction et la nature des second et troisième messagers. La diversité des protéines G est à souligner mais il n'est pas utile de retenir les noms des divers types (G_q…). On peut cependant conserver G_s et G_i pour stimulation et inhibition.
- Illustrez ces diverses voies de signalisation à l'aide des exemples précis de votre programme : adaptation de la fonction cardiovasculaire à l'exercice musculaire, contrôle de l'expression de l'information génétique…
- Distinguez bien les faits clairement établis de ceux qui ne sont actuellement présentés que sous la forme de modèles qui restent à démontrer (cf. notamment le mode d'action des messagers à récepteurs intracellulaires). Cette remarque vaut pour l'ensemble de la biologie et de la géologie.

S'ENTRAÎNER

QCM

1. Les hormones hydrosolubles ont un récepteur : ❑ a. sur la membrane plasmique, ❑ b. dans le cytosol, ❑ c. dans le noyau, d. situé en un lieu quelconque.
2. Les hormones lipophiles ont un récepteur : ❑ a. sur la membrane plasmique, ❑ b. dans le cytosol, ❑ c. dans le noyau, ❑ d. situé en un lieu quelconque.
3. Le récepteur des hormones hydrosoluble : ❑ a. est un RCPG, ❑ b. peut être un RCPG, ❑ c. est une protéine.
4. Le récepteur des hormones lipophiles : ❑ a. a une structure commune, ❑ b. présente une structure quelconque, variable selon les messagers, ❑ c. est un RCPG.
5. La protéine G est : ❑ a. une protéine tertiaire, ❑ b. une protéine quaternaire, ❑ c. une protéine du plasmalemme, ❑ d. une protéine cytosolique.
6. La protéine G est active : ❑ a. par sa sous-unité α, ❑ b. par ses sous-unités βγ, ❑ c. quand elle fixe de l'ATP.
7. L'acétylcholine : ❑ a. est une hormone, ❑ b. est un neurotransmetteur, ❑ c. peut être une hormone ou un neurotransmetteur, ❑ d. est une protéine.
8. L'acétylcholine possède des récepteurs : ❑ a. d'un seul type, ❑ b. de plusieurs types, ❑ c. exclusivement membranaires, ❑ d. membranaires et cytosoliques.
9. Les récepteurs à ACh sont : ❑ a. toujours associés à une synapse rapide, ❑ b. toujours associés à une synapse lente, ❑ c. associés aux deux types de synapses.
10. Le récepteur nicotinique à ACh est : ❑ a. un canal ligand dépendant, ❑ b. un canal voltage dépendant, ❑ c. une pompe membranaire, ❑ d. un RCPG.
11. Le récepteur muscarinique à ACh est : ❑ a. un canal ligand dépendant, ❑ b. un canal voltage dépendant, ❑ c. une pompe membranaire, ❑ d. un RCPG.
12. La cible membranaire des messagers à RCPG est : ❑ a. une enzyme, ❑ b. toujours une enzyme, ❑ c. toujours la même enzyme, ❑ d. un phospholipide.
13. L'adénylyl-cyclase est : ❑ a. une enzyme catalysant la synthèse d'ATP, ❑ b. une enzyme toujours impliquée dans la transduction membranaire à RCPG, ❑ c. une enzyme pouvant être impliquée dans la transduction membranaire à RCPG, ❑ d. un second messager.
14. Un second messager est : ❑ a. toujours représenté par la même molécule, ❑ b. de nature variable, ❑ c. de localisation cytosolique, ❑ d. de localisation quelconque.
15. L'IP_3 est : ❑ a. un second messager, ❑ b. un constituant membranaire, ❑ c. une hormone, ❑ d. un lipide.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

16. Le calcium cytosolique a une concentration : ❑ a. élevée, ❑ b. variable, ❑ c. qui augmente lors de la réception d'un messager.
17. L'amplification d'une réponse à un messager à RCPG est réalisée : ❑ a. à tous les niveaux, ❑ b. à certains niveaux de la chaîne, ❑ c. lors de la dernière réaction.
18. Le glucagon et l'adrénaline sont : ❑ a. des hormones peptidiques, ❑ b. des neurotransmetteurs, ❑ c. des hormones induisant une glycogénolyse.
19. Les catécholamines agissent sur le cœur *via* : ❑ a. des récepteurs α adrénergiques, ❑ b. des récepteurs β adrénergiques, ❑ c. les deux types de récepteurs, d. des récepteurs muscariniques.
20. L'acétylcholine agit sur le cœur *via* : ❑ a. des récepteurs muscariniques, ❑ b. des récepteurs nicotiniques, ❑ c. les deux types de récepteurs.
21. L'adrénaline et la noradrénaline agissent sur les vaisseaux *via* : ❑ a. les mêmes récepteurs, ❑ b. des récepteurs différents, ❑ c. des récepteurs identiques et des récepteurs spécifiques.
22. Les hormones lipophiles agissent *via* leur récepteur : ❑ a. sur une cible cytosolique, ❑ b. une cible nucléaire, ❑ c. en activant la transcription, ❑ d. en modulant la transcription.
23. Le complexe hormone lipophile-récepteur agit en se liant : ❑ a. à l'ADN, ❑ b. à la partie codante d'un gène, ❑ c. en un site quelconque du gène, ❑ d. au niveau du promoteur.
24. Le complexe hormone lipophile-récepteur agit en tant que : ❑ a. facteur général de transcription, ❑ b. modulateur de la transcription, ❑ c. corégulateur.
25. La chromatine transcrite est : ❑ a. condensée, ❑ b. décondensée, ❑ c. de l'euchromatine, ❑ d. de l'hétérochromatine.
26. Une acétylation est responsable d'un état : ❑ a. condensé de la chromatine, ❑ b. décon-densé de la chromatine.

Questions de synthèse

Interactions récepteurs périphériques-ligands.

Mode d'action comparé des hormones hydrosolubles et des neurotransmetteurs.

Propriétés de la membrane plasmique et réponse de la cellule cible à un messager intercellulaire.

Les synapses.

Message nerveux et message hormonal.

Analyse de documents

Exercice 11.1 : Des cellules en culture sont transfectées avec une construction codant un récepteur de messager fusionné à la GFP (*Green Fluorescent Protein :* protéine fluorescente). Au temps 0 de la testostérone est ajoutée au milieu de culture (1 nM). On observe en temps réel la fluorescence (en gris sur la figure 11.30) par microscopie confocale. Analysez ces documents.

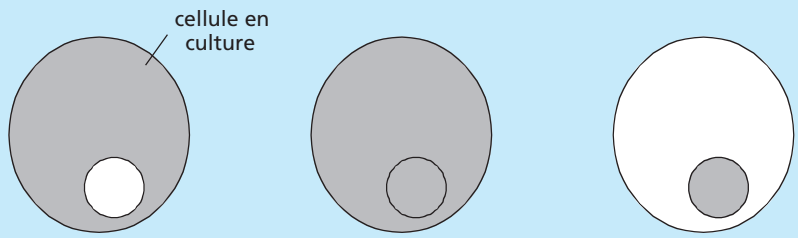


Figure 11.30

Exercice 11.2 : Des récepteurs β adrénergiques (R), des protéines Gs (Gs) et de l'adénylyl-cyclase (C) sont isolés et purifiés respectivement à partir de membranes plasmiques d'érythrocytes de dindon, de foie de lapin et de cerveau de bœuf. Ces molécules sont rassemblées dans des vésicules unilamellaires de phosphatidyléthanolamine et de phosphatidylsérine. Le taux molaire de récepteurs, Gs et adénylate cyclase est de 1 : 10 : 1. Divers assemblages des

molécules purifiées sont ainsi testés : R + Gs + C, Gs + C, R + C… 1er, 2e et 3e essais correspondent à des constructions différentes comportant toutes R, Gs et C.

On teste l'activité « retrouvée » de chaque molécule tableau 11.4, c'est-à-dire son activité dans la construction :

- pour R, par sa capacité à lier un ligand fort de ces récepteurs : le DHA tritié, exprimée en unités arbitraires ;
- pour Gs, par sa capacité à lier le GTP, exprimée en unités arbitraires ;
- pour la cyclase, par la quantité d'AMPc formée, en pmol par min et par mL, en présence d'un activateur direct de cette enzyme : la forskoline (à la concentration de 0,1 mmol.L^{-1}).

On mesure ensuite l'activité adénylyl-cyclase de ces constructions sur un milieu approprié à 30 °C pendant 30 à 45 minutes On ajoute à la préparation, du GTP(10 µmol.L^{-1}), du GTP et de l'isoprénaline (INE), un agoniste à haute affinité pour les récepteurs β adrénergiques. On réalise aussi des protocoles sans ces additions (conditions standards) L'activité de l'adénylyl cyclase est exprimée en pmol d'AMPc par min et par mL.

Tableau 11.4

	Activité « retrouvée »			Activité de l'adénylyl cyclase		
	Récepteur	Gs	Cyclase	Conditions standards	+ GTP	+ GTP + INE
R + Gs + C 1er essai	2	17	2 100	95	99	200
R + Gs + C 2e essai	3,8	41	1 600	62	75	150
R + Gs + C 3e essai	2,6	9,4	830	27	26	57
Gs + C	0,1	16	1 200	48	57	66
R + C	3,7	0	240	44	43	47
R + Gs	10	77	2	Non essayé	2	1
C	0	0	250	10	9,3	7,7

Analysez ces données.

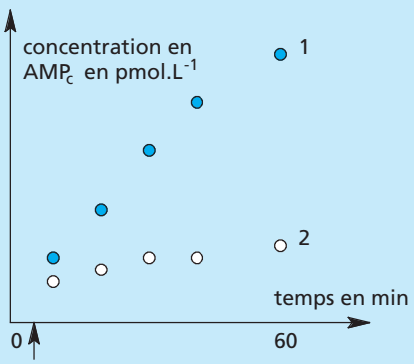


Figure 11.31

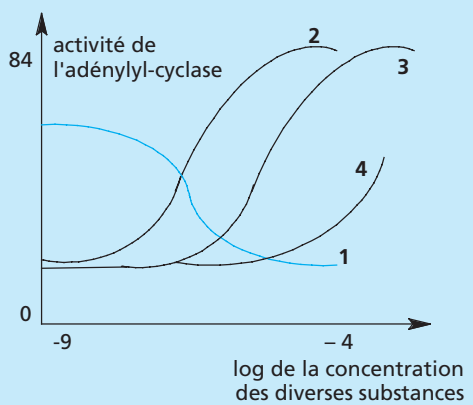


Figure 11.32

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

5,6 µL de vésicules comportant R, Gs et C sont incubées (figure 11.31) en présence de : isoprénaline plus GTP (1), GTP (100 µmol.L^{-1}) ou isoprénaline (10 µmol.L^{-1}) ou GTP plus propanolol (1 µmol.L^{-1}) ; dans ces trois derniers cas les courbes sont semblables (2). Les réactions sont commencées au temps indiquépar une flèche. On mesure la quantité d'AMPc en pmol.

Analysez ces données.

La figure 11.32 exprime l'activité de l'adénylyl cyclase de constructions comportant R, Gs et C, en fonction de la concentration en diverses substances ajoutées au milieu.7,5 µl de vésicules sont incubées pendant 30 minutes à 30 ˚C en présence de GTP : propanolol et isoprénaline (1), isoprénaline (2), adrénaline (3) et terbutaline (4).

Analysez ces données.

Genèse et propagation du message nerveux

CHAPITRE 12

Plan

12.1 Organisation globale de la commande d'un muscle strié squelettique
12.2 Genèse d'un message nerveux et excitabilité cellulaire
12.3 Potentiels électrotoniques, sommations et intégration
12.4 Conduction du message nerveux par un axone

Introduction

Nous avons montré au chapitre 10 que l'unité d'un organisme repose sur l'existence de corrélations de deux types selon la nature du messager. Ce chapitre est consacré au message nerveux.

- Comment ce message est-il engendré ?
- Par quelles cellules ?
- Par quels processus, structuraux, biochimiques ?
- Comment ce message est-il conduit jusqu'à sa cible ?

Nous répondrons à ces questions en nous plaçant à l'échelle du neurone, en associant structures à diverses échelles et fonctions (§ 12.2, 12.3 et 12.4). Nous commençons par situer les diverses structures mises en jeu à l'échelle de l'organisme.

12.1 ORGANISATION GLOBALE DE LA COMMANDE D'UN MUSCLE STRIÉ SQUELETTIQUE

12.1.1 Diverses structures mises en jeu dans cette commande

Voir TP5, § 5.1.2 et 5.1.3

Elles sont résumées par la figure 12.1 et reprennent des éléments définis dans le TP5. Elles appartiennent au système nerveux « somatique », « volontaire » (encart 10.2). Lors d'un mouvement volontaire, le message « ordre de se contracter » reçu par un muscle naît dans les aires motrices des hémisphères cérébraux. Il est ensuite conduit par des voies descendantes empruntant le tronc cérébral et la moelle épinière. À ce niveau, des synapses sont établies entre les fibres descendantes et les motoneurones. Leur axone véhicule le message jusqu'à l'unité motrice *via* des synapses ou jonctions neuromusculaires.

La figure 12.1 comporte aussi d'autres structures, appartenant notamment au système cardio-vasculaire, que nous verrons intervenir dans les chapitres 16 à 19.

12.1.2 Schéma structuro-fonctionnel de la commande

La figure 12.2 précise les données précédentes. Lors de la commande et de l'exécution du mouvement, les dendrites du motoneurone et son corps cellulaire reçoivent de nombreuses afférences en provenance de régions variées. Une première étape consiste en l'intégration par le corps cellulaire (§ 12.3) des signaux transmis par ces voies. De cette opération, naît un message engendré par le segment initial (§ 12.2 et 12.3). Ce message est ensuite conduit par l'axone (§ 12.4). La propagation du message à l'échelle d'une chaîne de neurones comporte sa conduction et sa transmission par l'intermédiaire des synapses. Ce dernier aspect a déjà été abordé dans les chapitres 10 et 11 et sera complété dans le chapitre 14.

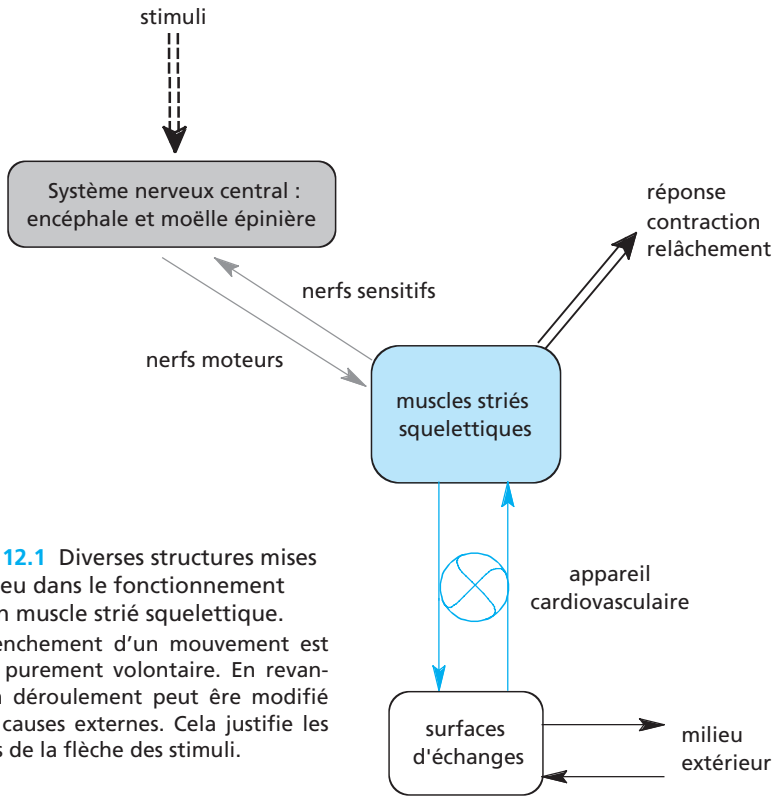


Figure 12.1 Diverses structures mises en jeu dans le fonctionnement d'un muscle strié squelettique.

Le déclenchement d'un mouvement est un acte purement volontaire. En revanche, son déroulement peut être modifié par des causes externes. Cela justifie les pontillés de la flèche des stimuli.

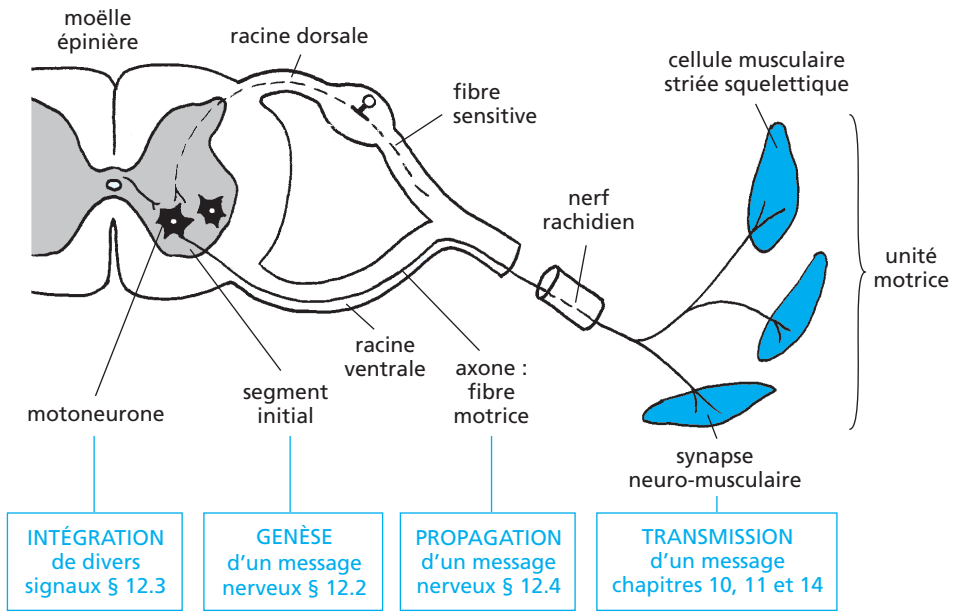


Figure 12.2 Diverses étapes impliquées dans une corrélation nerveuse.

12.2 GENÈSE D'UN MESSAGE NERVEUX ET EXCITABILITÉ CELLULAIRE

12.2.1 Potentiel d'action nerveux

a) Dispositif expérimental

Une stimulation électrique dont on contrôle la polarité (courant positif ou négatif), l'amplitude, et la durée est portée par les électrodes notées St (figure 12.3) sur un axone géant (encart 12.1).

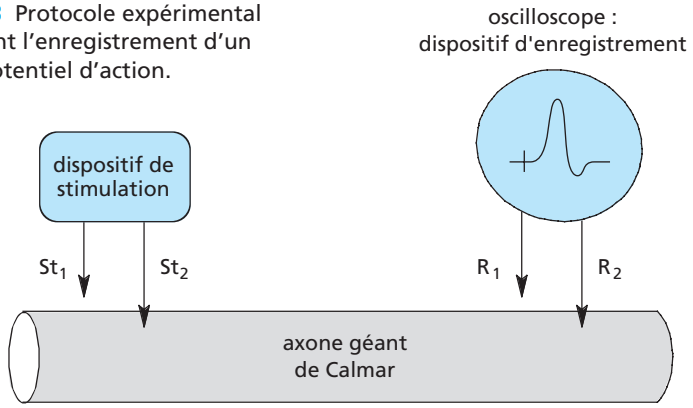


Figure 12.3 Protocole expérimental permettant l'enregistrement d'un potentiel d'action.

ENCART 12.1

L'axone géant de Calmar

Chez le calmar, les nerfs stellaires innervent les muscles du manteau. Chacun d'eux contient un axone géant. Un peu à la manière des myocytes striés squelettiques, ces axones sont issus de la fusion de dizaines d'axones plus petits. La fibre résultante atteint un diamètre de l'ordre du mm, ce qui la rend facilement manipulable. On peut y insérer des microélectrodes ; on peut la vider de son cytosol et le remplacer par une solution ionique de composition connue. C'est ce matériel qu'ont utilisé Hodgkin, Huxley et Eccles dont les travaux de neurophysiologie, relatifs aux potentiels et aux canaux membranaires furent couronnés par un prix Nobel en 1963.

La réponse est enregistrée par des électrodes notées R, reliées à un oscilloscope. Pour certaines conditions de stimulation (§ 12.2.1c), on observe sur son écran une courbe de **potentiel d'action nerveux**.

b) Diverses parties de la courbe d'un potentiel d'action nerveux

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.3b

La figure 12.4a décrit les diverses phases observées dans la courbe du **potentiel d'action**. Il s'agit de l'enregistrement d'une ddp, entre l'intérieur et l'extérieur de la cellule, en fonction du temps. La partie initiale correspond au **potentiel de repos**. L'artefact est, comme son nom l'indique, créé par la technique. C'est un phénomène purement électrique qui marque le moment exact de la stimulation. Suivent un certain délai puis une brusque **dépolarisation** prolongée par une polarisation inverse. Le retour au potentiel de repos est précédé par une phase de **repolarisation** suivie d'une **hyperpolarisation** transitoire. Cette courbe porte le nom de potentiel d'action. Elle s'oppose au potentiel de repos, entre autres, parce qu'une stimulation (exogène ici, mais parfois endogène dans les cellules douées de la propriété d'automatisme, chapitre 17) est à son origine.

Si le tracé reste globalement le même, des variations peuvent être enregistrées :

- si la distance entre les deux couples d'électrodes est faible, une phase de **potentiel électrotonique** précède la dépolarisation (figure 12.4b). Cet aspect est expliqué au § 12.3 ;
- les valeurs notées pour la ddp et le temps varient en fonction du type cellulaire.

Remarque : Le terme de potentiel, souvent utilisé en biologie, désigne en fait une différence de potentiel.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

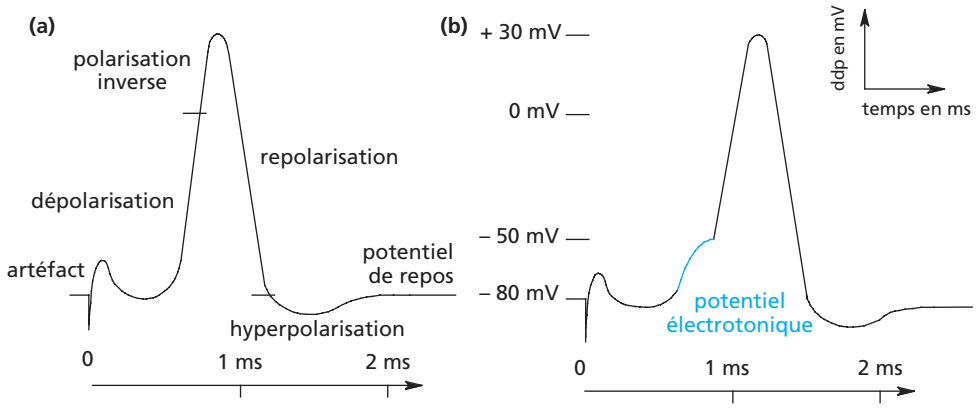


Figure 12.4 Potentiel d'action nerveux.
(a) sans potentiel électronique enregistré, **(b)** avec potentiel électronique.

c) Conditions d'obtention d'un potentiel d'action

Outre le dispositif exposé ci-dessus, sont nécessaires :

- un type cellulaire précis, à savoir une cellule excitable. À la différence du potentiel de repos, observé sur toutes les cellules vivantes, le potentiel d'action est la « signature » de la propriété d'excitabilité, qu'expriment seulement quelques catégories cellulaires : cellules nerveuses, cellules musculaires, cellules secrétrices… L'origine de cette propriété est exposée au § 12.2.2;
- des conditions de stimulation données. La figure 12.5 montre que seules les stimulations dépolarisantes (St_3, St_4 et St_5), d'amplitude suffisante, engendrent un potentiel d'action. Sur cette figure, nous pouvons dire que la stimulation St_3 est égale ou supérieure au seuil de stimulation (stimulation liminaire).

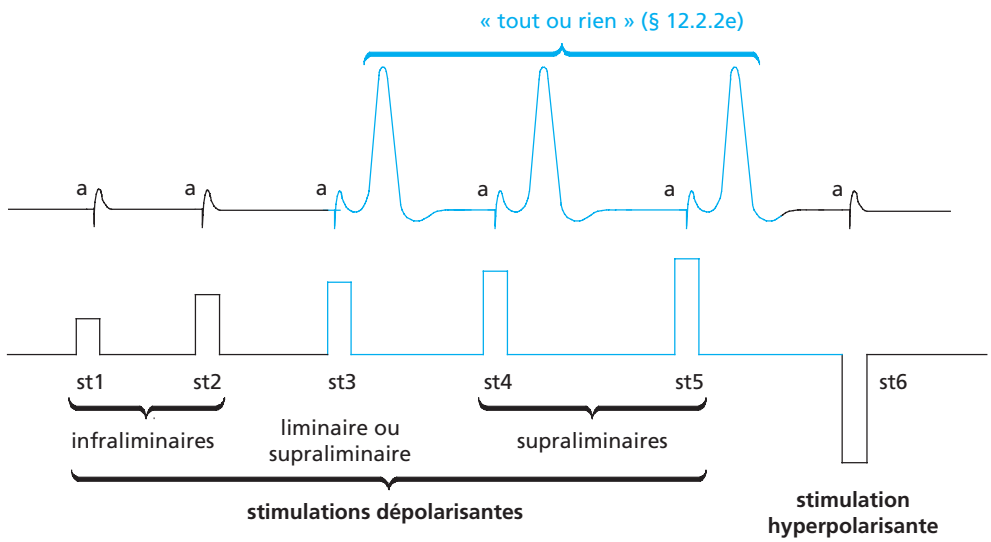


Figure 12.5 Conditions d'obtention d'un potentiel d'action.
Ligne supérieure : enregistrement du potentiel d'action, a : artéfact ; ligne inférieure : caractéristiques du stimulus électrique (st) dont on fait varier l'amplitude et le sens.

Une fois cette courbe enregistrée, il nous faut l'expliquer. Cette explication sera envisagée à deux niveaux : d'abord à l'échelle des courants électriques, puis au niveau des structures membranaires impliquées.

12.2.2 Analyse électrophysiologique des courants cationiques transitoires transmembranaires

a) Hypothèses de départ

La courbe du potentiel d'action traduit des variations de potentiel transmembranaire transitoires. Cela signifie que des courants temporaires traversent cette membrane, se surimposant à ceux responsables du potentiel de repos.

Quel est le support de ces courants ?

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.3b

Le potentiel de repos est essentiellement dû à un efflux de K^+ et un faible influx de Na^+ sous l'influence de leur potentiel électrochimique respectif. Ces cations traversent la membrane par des « pores » constamment ouverts, des **canaux de fuite**. Nous avons également défini à cette occasion le **potentiel d'équilibre** (E) pour un ion.

Nous pouvons donc raisonnablement supposer que ces courants sont véhiculés par ces mêmes ions. Il s'agirait donc de courants cationiques. De plus, le potentiel d'équilibre du Na^+ est très éloigné du potentiel de repos V_{rep}. Cet ion est donc loin de son état d'équilibre. Si la structure membranaire le permet, à cause de son potentiel chimique et de son potentiel électrique, cet ion va entrer dans la cellule. Ce courant s'accompagne d'une dépolarisation de la membrane plasmique, V_m tend vers $E_{Na+.}$ Pour les ions K^+, la différence entre V_{rep} et E_{K+} est moindre mais existe. Ce cation est lui aussi en déséquilibre. Il aura tendance à sortir, et V_m deviendra inférieur à V_{rep}. Il faut maintenant tester nos hypothèses.

b) Enregistrement de courants cationiques unitaires et globaux

➤ Courants unitaires entrants et sortants

L'enregistrement de courants transmembranaires (figure 12.6) peut être réalisé à l'aide de la technique du voltage imposé à un secteur membranaire (encart 12.2).

La figure 12.6 montre divers enregistrements réalisés sur des patch différents issus d'un même type cellulaire (cellule musculaire striée, configuration *inside-out*). Les courbes représentent les variations de courant, exprimées en pA, en fonction du temps. Le courant est un paramètre qui caractérise bien ce que l'on analyse : il exprime un flux de charges. Dans l'enregistrement **1**, on note un courant, bref, entrant (courbe orientée conventionnellement vers le bas). La réponse membranaire est de type « tout ou rien » : le flux de charges s'établit d'emblée à son maximum, il se termine de la même façon. Notons qu'à cet instant le potentiel imposé demeure. Nous expliquerons plus loin cette caractéristique (§ 12.2.2d). La dépolarisation, c'est-à-dire le stimulus, rend temporairement la membrane perméable à des charges qui entrent dans la cellule. Quelles sont-elles ? Les ions Na^+ sont des candidats probables : leur potentiel électrochimique autorise un tel sens. L'enregistrement **2** montre au contraire un courant sortant, établi avec un délai plus long. Le même raisonnement amène à envisager que la membrane, sous l'influence du stimulus, devient temporairement davantage perméable à des ions sortants, des ions K^+ ?

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.3b

Les structures membranaires impliquées sont des canaux qualifiés de « **voltage ou tension dépendants** », que l'on abrégera par Vd. Ces canaux sont munis d'une porte, dont l'ouverture et la fermeture sont commandées par la ddp transmembranaire (le stimulus électrique). Le trafic ionique est globalement spécifique. Toutes ces caractéristiques seront précisées par la suite. Les enregistrements **1** et **2** sont réalisés avec des patchs ne comportant qu'un seul canal, que le hasard de la manipulation a isolé au contact de la pipette. Les courants enregistrés sont qualifiés de courants unitaires.

Notons enfin que les enregistrements ne montrent aucun flux de charges, si dans les mêmes conditions on applique de la tétrodotoxine (TTX enregistrement **1**) ou des ions tétra-éthyl-ammonium (TEA enregistrement **2**). Ces substances se combinent spécifiquement aux canaux (TTX sur canaux Na^+ Vd, TEA sur canaux K^+ Vd) et bloquent leur ouverture.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

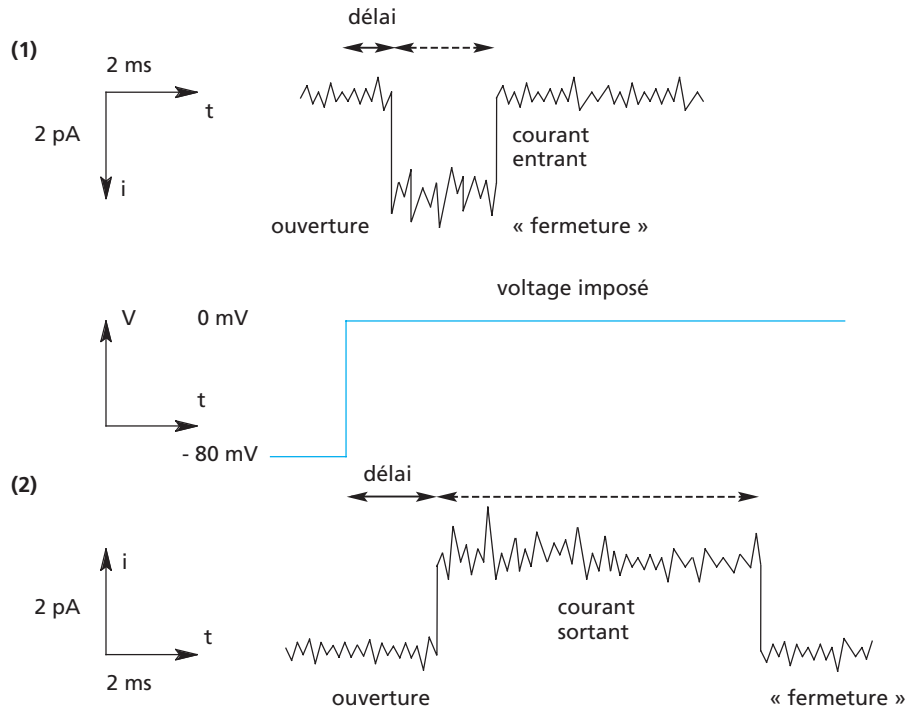


Figure 12.6 Enregistrements de courants unitaires entrants et sortants.

➤ Courant global

Si l'on recommence des centaines de fois les enregistrements précédents, on obtient des courbes qui diffèrent par le délai, la durée d'ouverture (figure 12.9a), ce qui traduit le fonctionnement hétérogène de ces canaux. Si on les cumule (figure 12.9b), on obtient une courbe lisse qui représente le courant entrant global (figure 12.9c). On obtiendrait directement le même type d'enregistrement avec une cellule entière (dont la membrane comporte des milliers de canaux à Na^+ Vd) dont on a bloqué les canaux à K^+ Vd par application de TEA (figure 12.9c). Le même raisonnement s'applique pour les courants sortants de K^+ (figure 12.9d). La figure 12.10 représente un enregistrement de voltage imposé au niveau d'un nœud de Ranvier d'axone de grenouille. La courbe 1 est la résultante d'un courant global entrant précoce (le seul enregistré en présence de TEA, courbe 2) et d'un courant global sortant plus tardif (le seul enregistré en présence de TTX courbe 3). Les hypothèses émises précédemment sont confirmées. Il reste à vérifier la nature des ions impliqués dans le trafic.

c) Potentiel d'inversion et nature du trafic ionique

On recommence des enregistrements sur un patch comportant un canal unique. Pour un voltage imposé de – 20 mV on obtient, après un certain délai, un courant entrant. Ce canal doit conduire des ions Na^+, ce que nous allons vérifier. On recommence le protocole en faisant varier la valeur du potentiel imposé V et on mesure l'intensité i correspondante. On traduit les résultats sous la forme d'une courbe exprimant i en fonction de V. Dans un certain intervalle de valeurs pour V, on obtient une droite dont la pente est l'inverse d'une résistance (en référence à la loi d'Ohm V = R.I) : c'est la conductance élémentaire γ d'un canal, exprimée en Siemens. Cette droite coupe l'axe des abscisses en un point nommé potentiel d'inversion. C'est la valeur pour laquelle le flux net ionique est nul. La valeur du potentiel d'inversion dans notre exemple est de l'ordre de + 50 mV. Elle est proche de la valeur du potentiel d'équilibre

Voir chapitre 11, encart 11.1

des ions Na^+ calculé par la loi de Nernst. Le canal permet un trafic majoritaire d'ions Na^+. Même s'il n'est pas exclusivement perméable à ces ions, il possède néanmoins une sélectivité élevée. Cela explique la différence entre le potentiel d'inversion et le potentiel d'équilibre. Cette approche, indirecte, permet donc de caractériser la nature du trafic ionique. Elle permet aussi de quantifier la perméabilité conférée par l'ouverture de ce canal : la conductance mesure la facilité avec laquelle un courant se déplace entre deux points, c'est-à-dire un ion franchit la membrane. Un protocole plus complexe confirme que le courant sortant est bien dû à des ions K^+ (figure 12.11).

ENCART 12.2

Techniques du voltage imposé et du patch clamp

La technique du **voltage imposé** (figure 12.7) consiste à imposer une ddp donnée et constante de part et d'autre d'une membrane, par exemple on veut maintenir une ddp de –10 mV **(2)** alors que le potentiel de repos est de –80 mV **(1)**. Cette dépolarisation imposée va engendrer, si la cellule est excitable, un potentiel d'action, c'est-à-dire des courants transmembranaires **(3)** qui vont perturber cet état. Un dispositif électronique sophistiqué s'oppose à ces courants transmembranaires en les détectant et en engendrant des courants qui leur sont exactement opposés **(4)**. Le potentiel transmembranaire imposé est donc maintenu constant **(5)**, et surtout, on peut déduire des courants « injectés » par le dispositif ceux engendrés par la dépolarisation, c'est-à-dire ceux du potentiel d'action **(6)**. C'est une façon indirecte d'avoir accès à des processus qui ne peuvent être enregistrés directement.

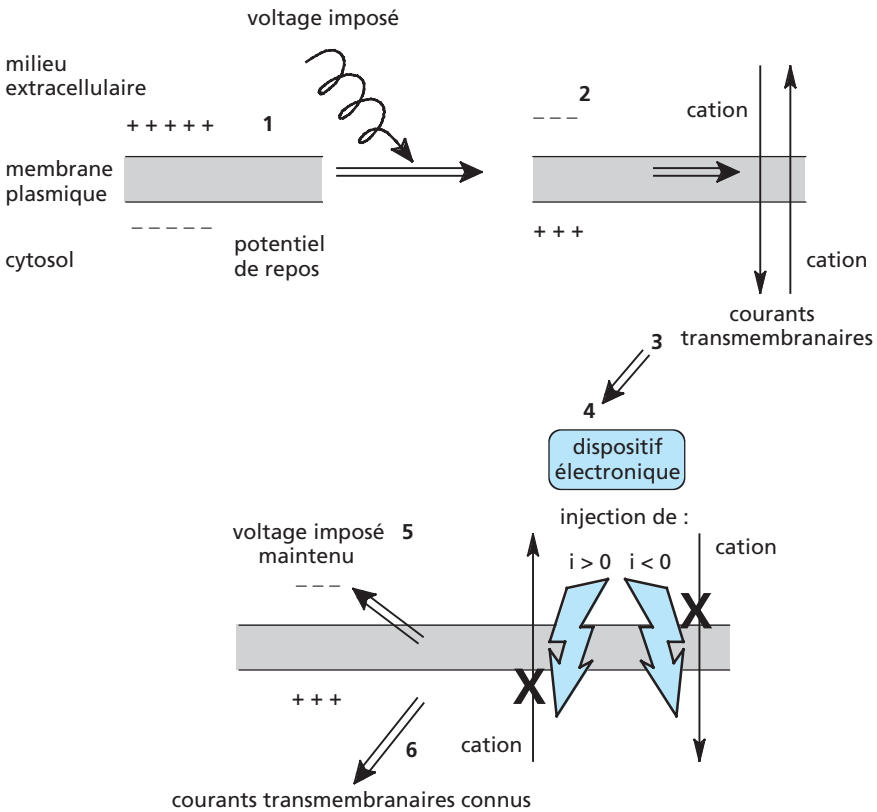


Figure 12.7 Principe de la technique du voltage imposé.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

La technique du **patch clamp** est une variante de la précédente. Des courants sont imposés à un fragment de membrane (ou une cellule entière) par l'intermédiaire d'un dispositif utilisant des micropipettes dont le diamètre est de l'ordre de 1 µm. On place dans la micropipette et dans le bain externe des solutions ioniques de composition connue. On peut même appliquer sur le fragment de membrane (*patch*) des substances diverses (TTX, TEA, neurotransmetteur). Il est possible, par des artifices techniques, de positionner la membrane selon diverses configurations illustrées dans la figure 12.8.

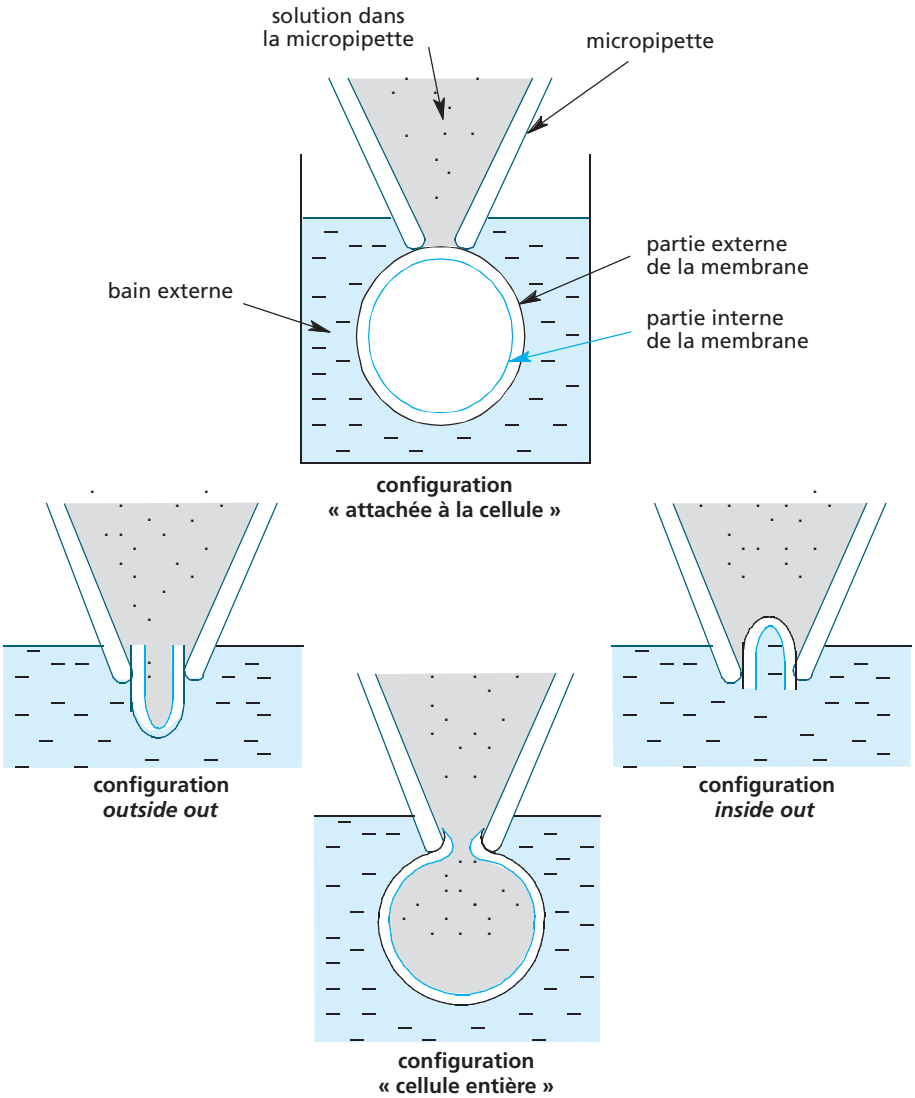


Figure 12.8 Principales configurations membranaires utilisées dans la technique du patch clamp.

d) Divers états d'un canal, inactivation et périodes réfractaires

L'enregistrement **(1)** de la figure 12.6 montre que le canal se referme, alors que le stimulus persiste. Ceci traduit un état particulier du canal, pendant lequel il ne peut plus s'ouvrir. On le dit **inactivé**. Le trafic ionique est nul. Cet état est aboli au bout d'un certain temps. Le canal

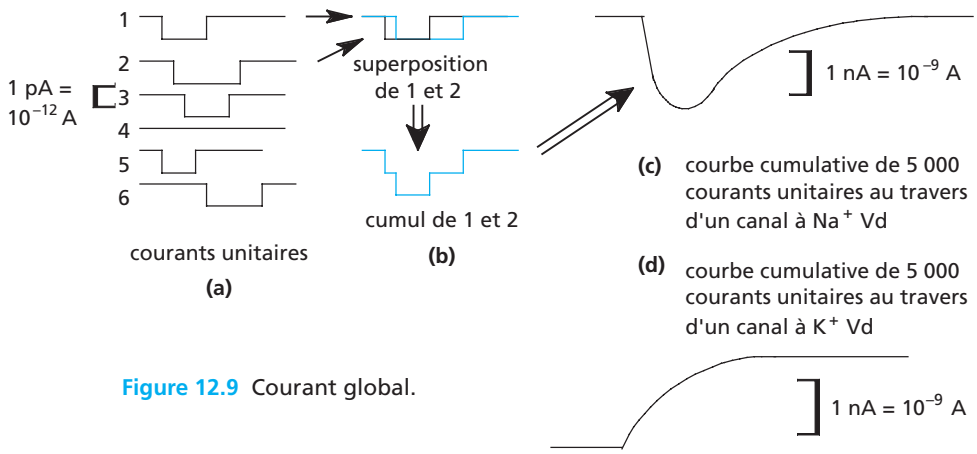


Figure 12.9 Courant global.

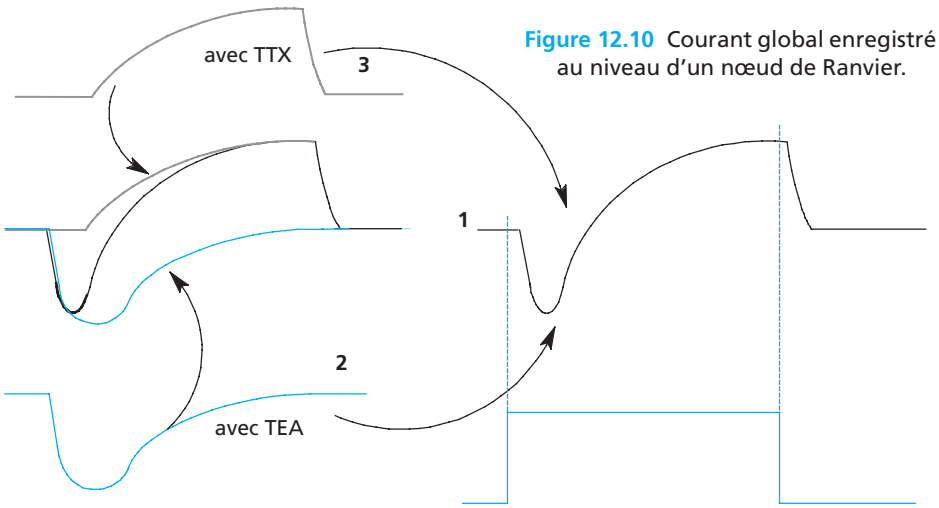


Figure 12.10 Courant global enregistré au niveau d'un nœud de Ranvier.

passe alors sous une conformation fermée et redevient activable : un stimulus approprié provoque son ouverture. La figure 12.12 résume ces divers états. Les canaux à K^+ Vd sont également inactivés, mais seulement par des stimulations très longues, qui en général n'interviennent pas dans les conditions physiologiques. Dans ces conditions, ces canaux n'acquièrent pas cet état.

Cette propriété explique largement une autre caractéristique des potentiels d'action : ils présentent une **période réfractaire**. C'est-à-dire qu'il est impossible d'obtenir un deuxième potentiel d'action tout de suite après un premier stimulus. On parle de période **réfractaire absolue**. Ceci empêche toute sommation de potentiels d'action ; en d'autres termes, ils ne sont pas additifs. Suit une période **réfractaire relative**, pendant laquelle seule une stimulation d'amplitude supérieure à la première engendre un potentiel d'action. La figure 12.13 montre ces deux périodes et les corrèle à certains états des canaux.

Nous verrons au § 12.4 toute l'importance de ces propriétés. Il nous reste à utiliser ces données pour expliquer la courbe du potentiel d'action.

e) Potentiel d'action et variations de la perméabilité membranaire

➤ Phase ascendante du potentiel : dépolarisation et polarisation inverse

Un stimulus électrique dépolarisant supraliminaire provoque l'ouverture de quelques canaux à Na^+ Vd, les plus sensibles à la dépolarisation. Leur ouverture va augmenter la dépolarisation,

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

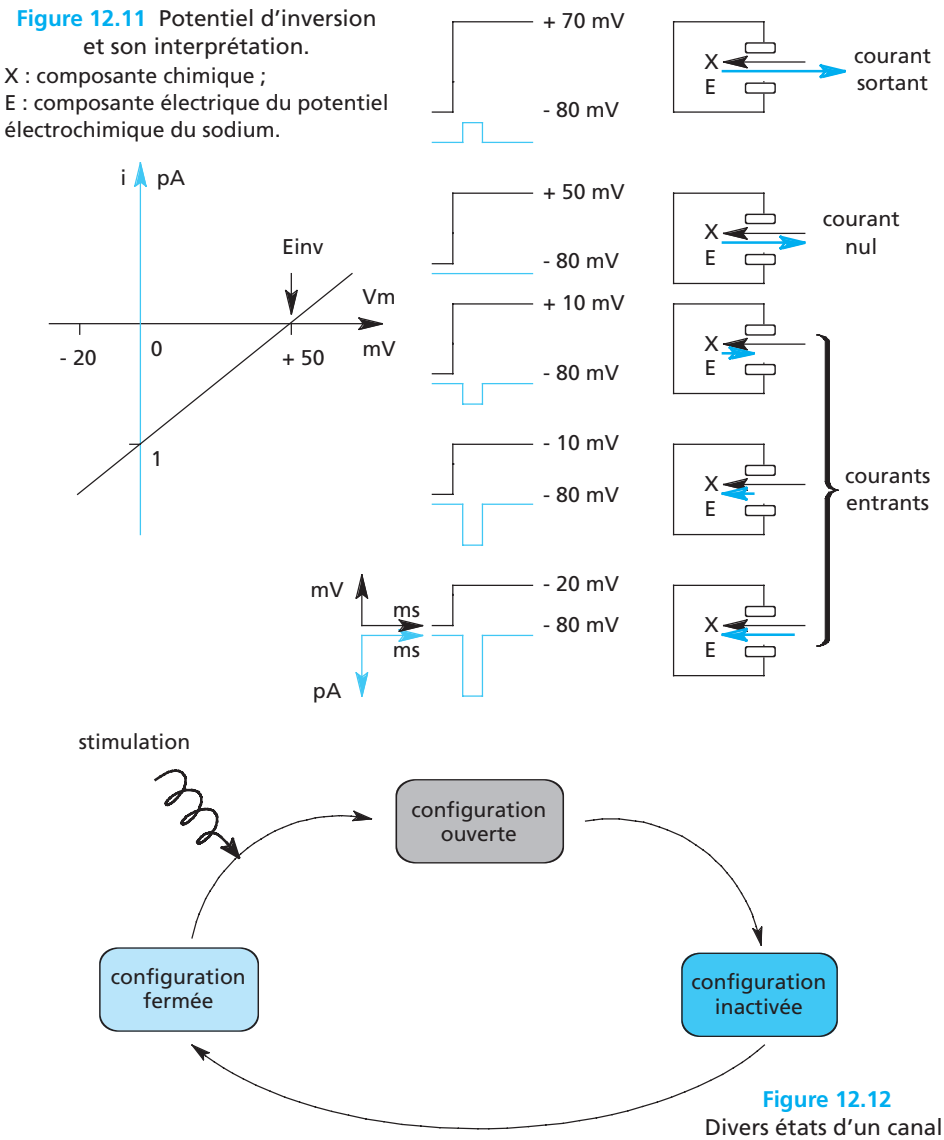


Figure 12.11 Potentiel d'inversion et son interprétation.
X : composante chimique ;
E : composante électrique du potentiel électrochimique du sodium.

Figure 12.12
Divers états d'un canal.

ce qui va augmenter le nombre de canaux qui s'ouvrent et ainsi de suite.Il s'agit d'un **rétrocontrôle positif**, dans lequel le stimulus entraîne une réponse dans le même sens (figure 12.14) Nous sommes en présence d'un processus « explosif », régénératif, qui explique la pente très forte de la courbe. La perméabilité membranaire à Na^+ est temporairement fortement augmentée. La différence de potentiel électrochimique de ces ions entre les milieux intra- et extracellulaire provoque leur entrée par diffusion. Le potentiel de membrane s'annule et s'inverse. Il tend vers le potentiel d'équilibre des ions Na^+. Cette valeur n'est en général pas atteinte car ces canaux s'inactivent très vite (figure 12.15). Notons enfin que des stimulations supraliminaires croissantes, portées sur un même type cellulaire, engendrent des potentiels d'action identiques. Leur amplitude est la même. Cette caractéristique qui fait qu'un potentiel d'action, soit n'existe pas, soit existe d'emblée avec une amplitude maximale est qualifiée de loi du « **tout ou rien** ». On l'interprète par le fait que pour une cellule donnée des stimulations efficaces liminaires ou supraliminaires mettent en jeu le même nombre de canaux. Cette propriété sera largement reprise dans le § 12.4.

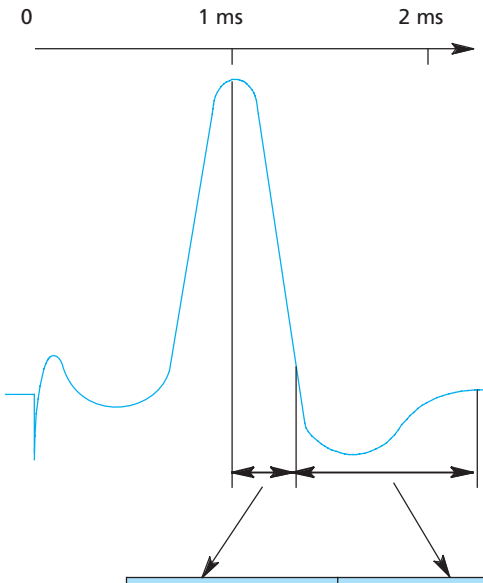


Figure 12.13
Périodes réfractaires absolue et relative.

	Période réfractaire absolue	Période réfractaire relative	Potentiel de repos
Canaux à Na^+ Vd	Inactivés	Inactivés et fermés	Fermés
Canaux à K^+ Vd	Ouverts	Ouverts	Fermés
Potentiels d'action	Impossibles quelle que soit la stimulation	Possibles avec stimulation supérieure	Possibles avec stimulation liminaire

➤ Phase descendante : polarisation et hyperpolarisation

Au bout d'un certain temps, les canaux à Na^+ Vd sont inactivés et les canaux à K^+ Vd s'ouvrent. L'entrée de Na^+ s'achève alors que la sortie des ions K^+, par diffusion, intervient (figure 12.15). Cela explique la deuxième phase de la courbe. Cependant, plusieurs remarques sont à formuler.

Si l'on réalise ce protocole avec une application de TEA, cette phase est également observée. L'ouverture des canaux à K^+ Vd n'est pas indispensable pour un retour à l'état polarisé ; la fermeture des canaux à Na^+ Vd y suffit. Dans ces conditions, la durée du potentiel d'action est plus longue.

Une faible hyperpolarisation précède le retour au potentiel de repos. Une application de TEA la supprime. Un certain nombre de canaux à K^+ Vd sont encore ouverts. Ils ne sont pas inactivés dans ces conditions.

➤ Les très faibles quantités ioniques impliquées

Les courants impliqués dans un potentiel d'action ne mettent en jeu que de très faibles quantités d'ions. Un axone dont la fourniture en ATP est abolie par du KCN peut exprimer des milliers de potentiels d'action. La pompe ATPase Na^+/K^+ n'intervient donc pour rétablir les concentrations que sur une très longue échelle de temps. La neutralité électrique globale des milieux intra- et extracellulaires n'est donc pas menacée. Rappelons enfin que les courants ioniques dans ces canaux sont régis par la diffusion. Il s'agit de transports secondaires passifs (voir exercice 12.1).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

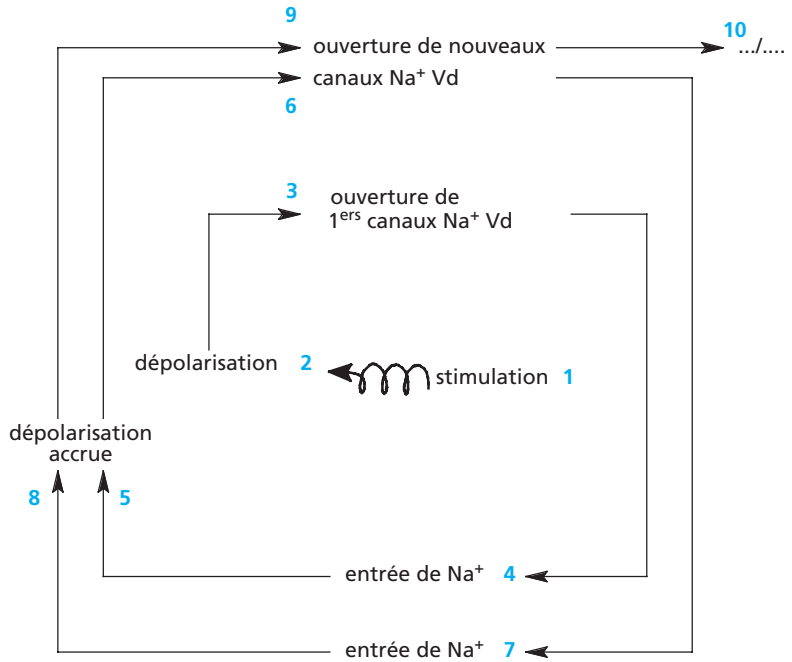


Figure 12.14 Rétrocontrôle positif provoquant une ouverture accélérée des canaux à Na^+ Vd.
En bleu l'ordre des étapes.

L'étude qui précède est avant tout électrophysiologique. L'analyse de l'architecture moléculaire reliée au fonctionnement de ces canaux la complète.

12.2.3 Analyse moléculaire des canaux Vd

Il existe une multitude de tels canaux, qui diffèrent par le trafic ionique qu'ils autorisent (Na^+, K^+, Ca^{2+}…), par leur fonctionnement (délai, inactivation)… Les données qui suivent sont relatives aux canaux à Na^+ Vd. Elles donnent une bonne idée d'ensemble de l'organisation des canaux Vd, même si des variations existent.

Une première approche de la molécule consiste à l'isoler. L'organe électrique de défense que présentent certains poissons (raies ou anguilles), déjà signalé pour l'analyse des nAChR constitue un matériel de choix : il est également très riche en canaux à Na^+ Vd. Un extrait protéique purifié est réalisé puis passé sur une colonne à chromatographie comportant des billes recouvertes de TTX. Rappelons que cette substance lie les canaux que l'on veut isoler. Suit une élution. L'analyse de l'extrait purifié obtenu montre que ces canaux sont des protéines tertiaires d'un poids moléculaire de 260 kDa.

Une deuxième voie passe par la constitution de banques d'ADNc du gène codant ce canal. Le séquençage permet de remonter indirectement à la structure primaire.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.1.2c

Le canal est formé par une protéine d'environ 1 800 acides aminés. La structure primaire est marquée par la répétition de quatre domaines de 300 acides aminés environ (figure 12.16a). L'analyse de profils d'hydrophobicité révèle pour chacun de ces domaines la présence de 6 hélices transmembranaires (figure 12.16b). Comment fonctionne un tel canal ? Où est la porte ? Comment l'inactivation est-elle réalisée ? La réponse à ces questions est permise par des techniques de mutagenèse dirigée.

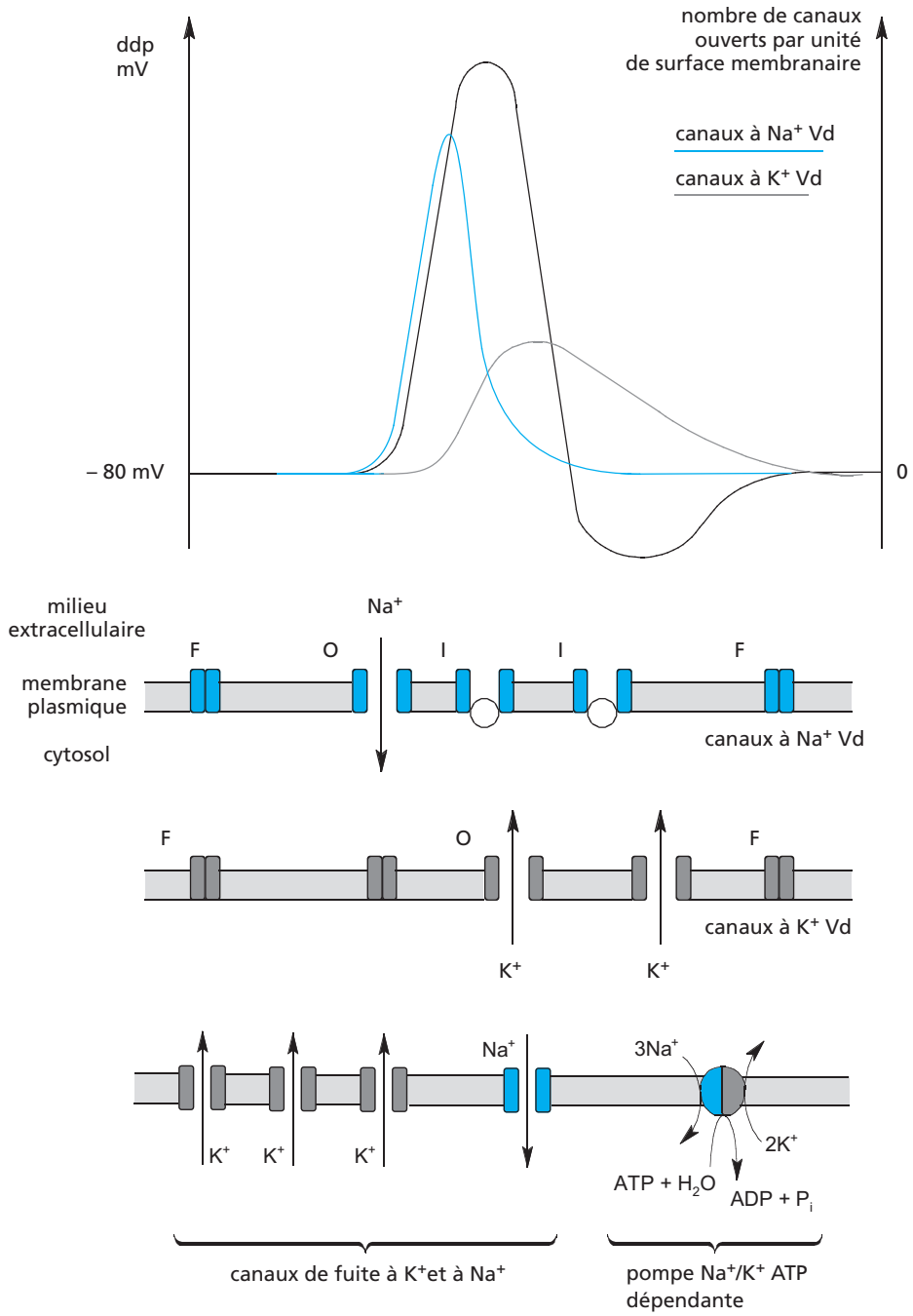


Figure 12.15 Potentiel d'action et perméabilité membranaire.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

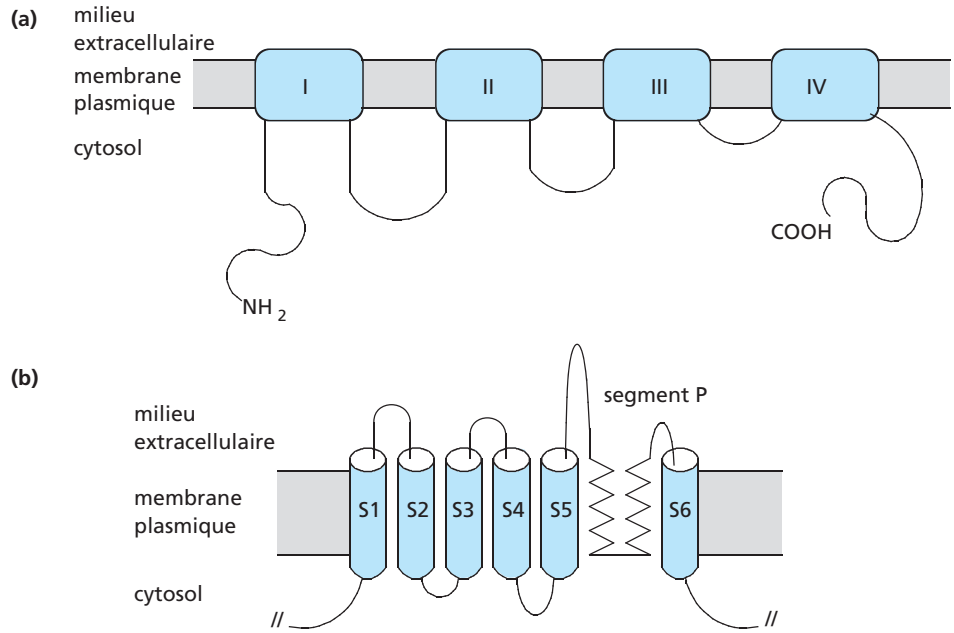


Figure 12.16 Structure moléculaire du canal à Na^+ Vd.
(a) les 4 domaines transmembranaires, **(b)** détail d'un domaine transmembranaire.

12.2.4 Relations entre l'architecture moléculaire et le fonctionnement du canal

a) Porte d'activation

La séquence du segment S4, comportant une vingtaine d'acides aminés a retenu l'attention des chercheurs. Elle comporte une succession régulière de 1 acide aminé sur 3 chargé positivement (Arg^+ ou Lys^+). Cette disposition a-t-elle une signification fonctionnelle ? Par mutagenèse dirigée (figure 12.17), il est possible de fabriquer des ARNm dont le secteur codant pour cette séquence ne va plus coder que pour un acide aminé positif sur quatre, un sur cinq… Ces constructions sont introduites dans une cellule qui ne possède pas de canaux Vd, l'ovocyte d'amphibien par exemple. L'ARNm transfecté va y être traduit et la protéine résultante peut s'insérer dans la membrane plasmique. La technique du voltage imposé permet alors de tester les propriétés de la protéine mutée et de les comparer avec la protéine sauvage (figure 12.18). On montre ainsi que plus le rapport est faible plus le stimulus nécessaire à une certaine probabilité d'ouverture est grand. D'ailleurs pour des rapports faibles, le canal nécessite une telle ddp pour son ouverture qu'on peut le considérer comme indépendant du voltage. Ce secteur est fondamental pour la caractéristique « Vd ». C'est lui qui joue un rôle essentiel dans l'ouverture de la porte sous l'influence d'un stimulus électrique. Comment intervient-il ?

D'autres protocoles ont permis d'établir le modèle résumé qui suit. Ce secteur jouerait le rôle de **détecteur** (*sensor*) de variation de ddp transmembranaire. Sous l'influence d'une dépolarisation, ses nombreuses charges + lui permettraient d'être attiré vers l'extérieur de la membrane (figure 12.19). Ce mouvement transmembranaire serait à l'origine d'un changement de conformation qui permettrait l'ouverture de la porte.

La technique de la mutagenèse dirigée permet donc une véritable « dissection » fonctionnelle des divers secteurs d'une molécule. Les résultats qui suivent en sont largement issus.

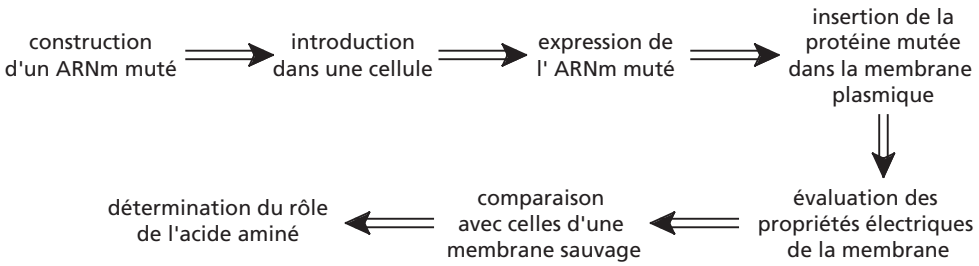


Figure 12.17 Protocole utilisé pour tester les fonctions d'un secteur de la protéine canal.

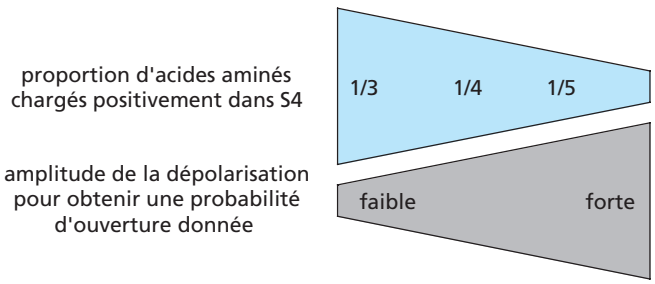


Figure 12.18 Relation entre le nombre d'acides aminés positifs et la dépendance à un stimulus électrique.

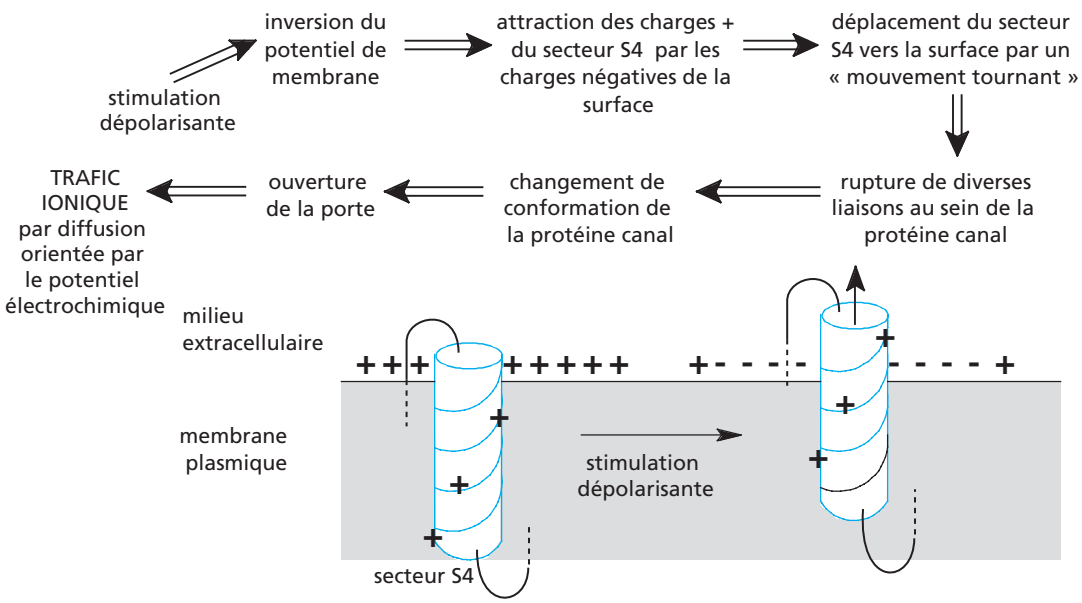


Figure 12.19 Séquence probable des événements conduisant à l'ouverture de la porte sous l'influence d'une dépolarisation.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

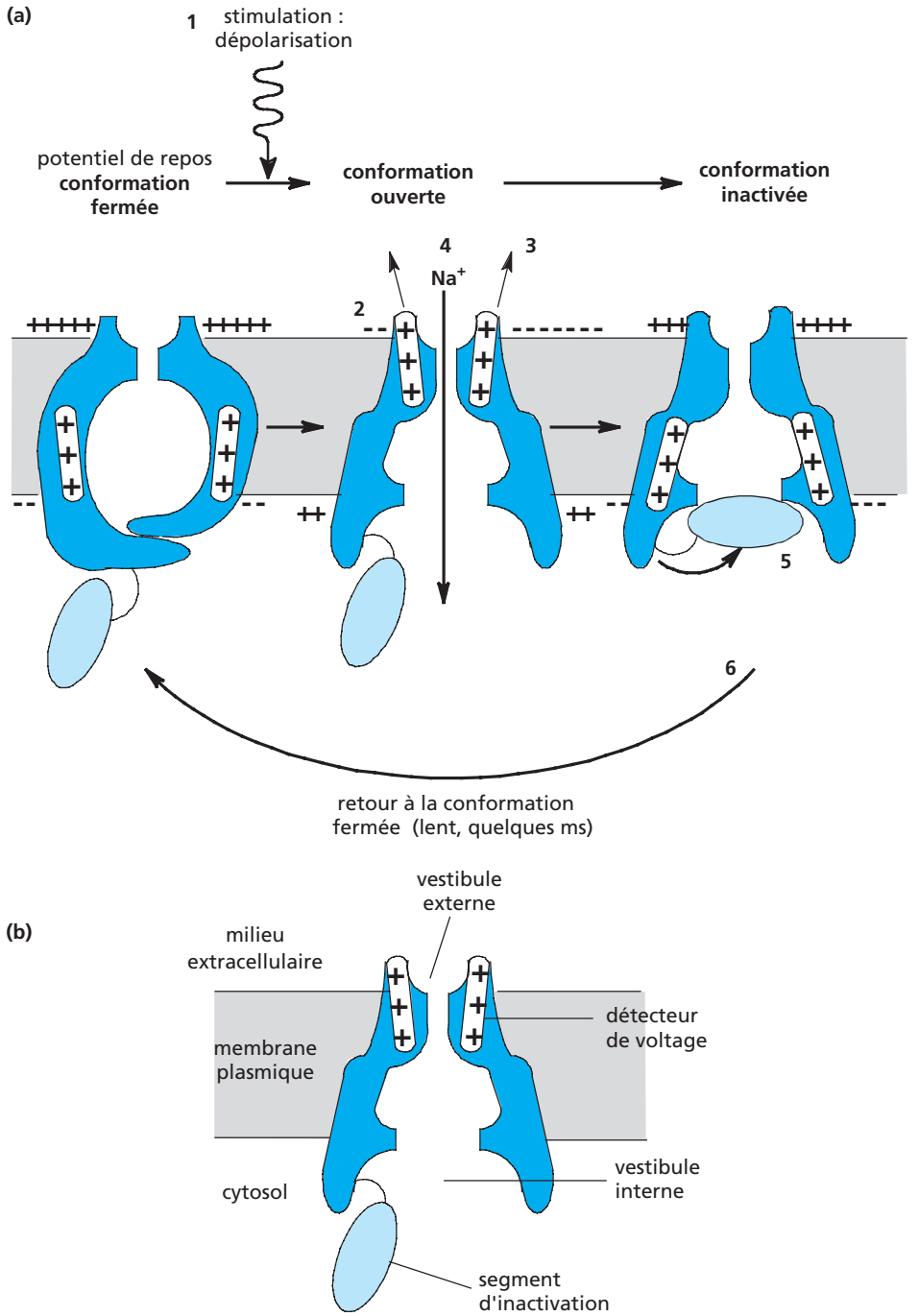


Figure 12.20 Modèle de fonctionnement d'un canal à Na^+ voltage dépendant.
(a) succession des trois états du canal (fermé, ouvert et inactivé). La stimulation, au moins liminaire, (**1**) provoque une dépolarisation (**2**). Celle-ci serait responsable du déplacement du détecteur (**3**), lui-même engendrant un changement de conformation à l'organe de l'ouverture du canal et de la diffusion de Na^+ (**4**). Suivent un état inactivé (**5**) puis un retour à l'état fermé (**6**) ; **(b)** les diverses parties du canal.

b) Boucle d'inactivation

Une protéase appliquée sur la face cytosolique des patchs comportant un canal à Na^+ Vd abolit l'inactivation. Le secteur moléculaire responsable de cet état doit être situé sur les segments moléculaires en contact direct avec le cytosol. Par mutagenèse dirigée, on a construit des protéines auxquelles il manquait une boucle cytosolique reliant deux domaines voisins. L'absence de boucle inter III/IV a les mêmes effets que la protéase. Cette boucle supporterait un dispositif d'inactivation, entraînant un blocage physique temporaire du trafic. Un modèle dit « à boule » est utilisé pour le représenter (figure 12.20).

c) Modèle de fonctionnement d'un canal à Na^+ Vd

La figure 12.20 résume les divers acquis relatifs à ces canaux. Il comporte les résultats exposés précédemment. Ajoutons que la voie de passage est encore largement débattue. Pour certains il s'agirait d'un passage par un pore aqueux, pour d'autres les cations se lieraient à la protéine qui serait alors un conducteur ionique. La TTX se lierait au segment P (figure 12.16), dont les quatre représentants constitueraient la partie extracellulaire du pore.
Ce modèle s'applique dans ses grandes lignes aux autres canaux Vd. Les canaux à K^+ Vd sont des protéines quaternaires, comportant quatre protomères dont chacun équivaut à un des domaines précédents.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.3b

Remarque : Les canaux membranaires sont de divers types. Nous avons vu que le potentiel de repos est associé à des canaux de fuite, dépourvus de porte. Cette étude nous révèle l'existence de canaux munis d'une porte, dont la commande est ici électrique (canaux voltage dépendants). Les chapitres 10 et 11 nous ont montré l'existence de canaux ligands ou chimio-dépendants. Enfin, l'analyse du contrôle de la fonction cardio-vasculaire (chapitres 17, 18 et 19) nous montre l'existence de canaux mécano-dépendants (barorécepteurs). Rappelons deux points importants. Dans tous les cas le trafic ionique est réalisé par diffusion. Enfin, ce mode d'échange transmembranaire ne doit pas être confondu avec le transport par protéine porteuse saturable.

Conclusion

Le potentiel d'action est dû à des courants transmembranaires cationiques temporaires entrant puis sortant. Ces flux entraînent une variation temporaire du potentiel de membrane, une dépolarisation suivie d'une repolarisation. Ils traduisent une variation temporaire de la perméabilité membranaire due à l'ouverture momentanée de canaux cationiques voltage dépendants. Ces canaux, incorporés dans les membranes des seules cellules excitables (neurones, cellules musculaires diverses, certaines cellules secrétrices) sont issus de la différenciation de ces cellules. Le potentiel d'action est la « signature » électrique des cellules excitables.
Nous avons vu la genèse d'un potentiel d'action essentiellement à l'aide de dispositifs exogènes de stimulation. Comment un potentiel d'action est-il engendré à l'échelle d'un neurone dans les conditions de l'organisme ?

12.3 POTENTIELS ÉLECTROTONIQUES, SOMMATIONS ET INTÉGRATION

12.3.1 Intégration d'une multitude de signaux par un neurone

Un neurone est en général connecté à plusieurs milliers de synapses. Un motoneurone impliqué dans la fermeture de la main lors de la prise d'un objet reçoit dans un temps très court des centaines d'informations transmises par les synapses (figure 12.21).
L'ensemble de ces données va être reçu et associé en un tout susceptible de donner lieu à une réponse cohérente. C'est ce que l'on désigne par l'**intégration**.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Nous verrons dans un premier temps les manifestations électriques induites au niveau du corps cellulaire par cette réception (§ 12.3.2). Nous montrerons ensuite comment ces signaux électriques sont associés en un tout (§ 12.3.3). Enfin, nous reviendrons sur la notion de message et de messager au cours de cette partie.

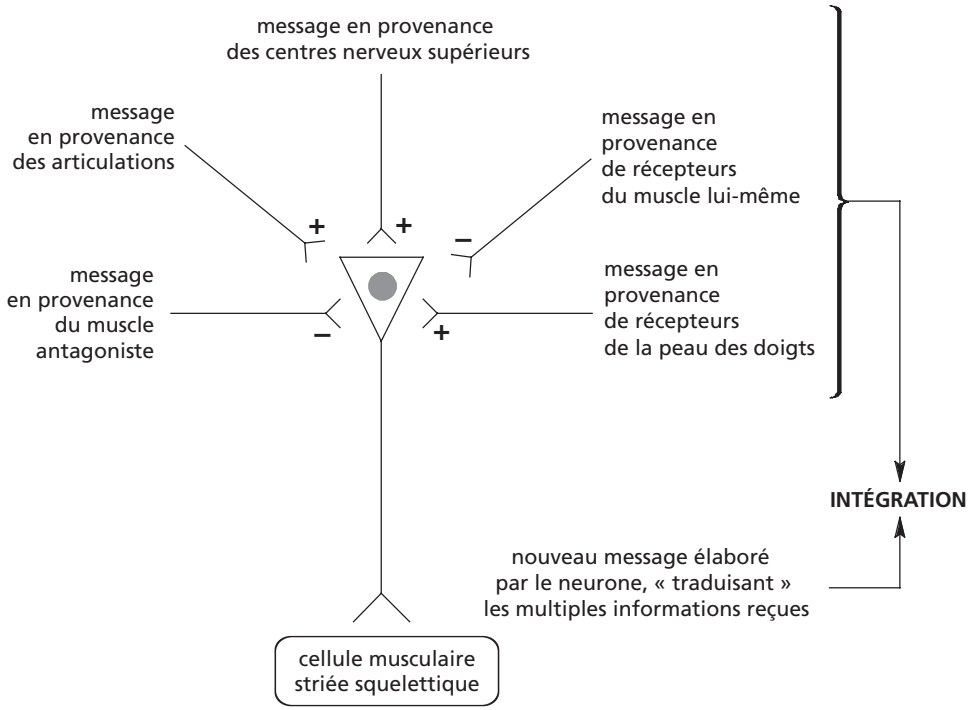


Figure 12.21 Intégration par un neurone de multiples signaux.

12.3.2 Potentiels électrotoniques et propriétés de câble de la membrane plasmique

a) Mise en évidence des potentiels électrotoniques

La figure 12.22a illustre un dispositif expérimental dans lequel on stimule le corps cellulaire d'un neurone. On enregistre des potentiels, c'est-à-dire des différences de potentiel entre l'intérieur et l'extérieur de la cellule. Ces enregistrements montrent que ces potentiels :

- sont dans le même sens que la stimulation (figure 12.22b) ;
- sont obtenus même pour une faible stimulation. Il n'y a pas de seuil ;
- ont une amplitude faible, comparés aux potentiels d'action ;
- sont proportionnels à l'amplitude de la stimulation. On ne retrouve pas le « tout ou rien » (figure 12.22c) ;
- peuvent s'ajouter (figure 12.24), autre différence avec les potentiels d'action ;
- ont un **décours décrémentiel**, c'est-à-dire que leur amplitude diminue quand la distance séparant la stimulation de la réception augmente (figure 12.22d et e). Ils disparaissent au-delà d'une distance de l'ordre de quelques dixièmes de mm (figure 12.22e). On avait signalé cette caractéristique lors de la présentation de la figure 12.4.

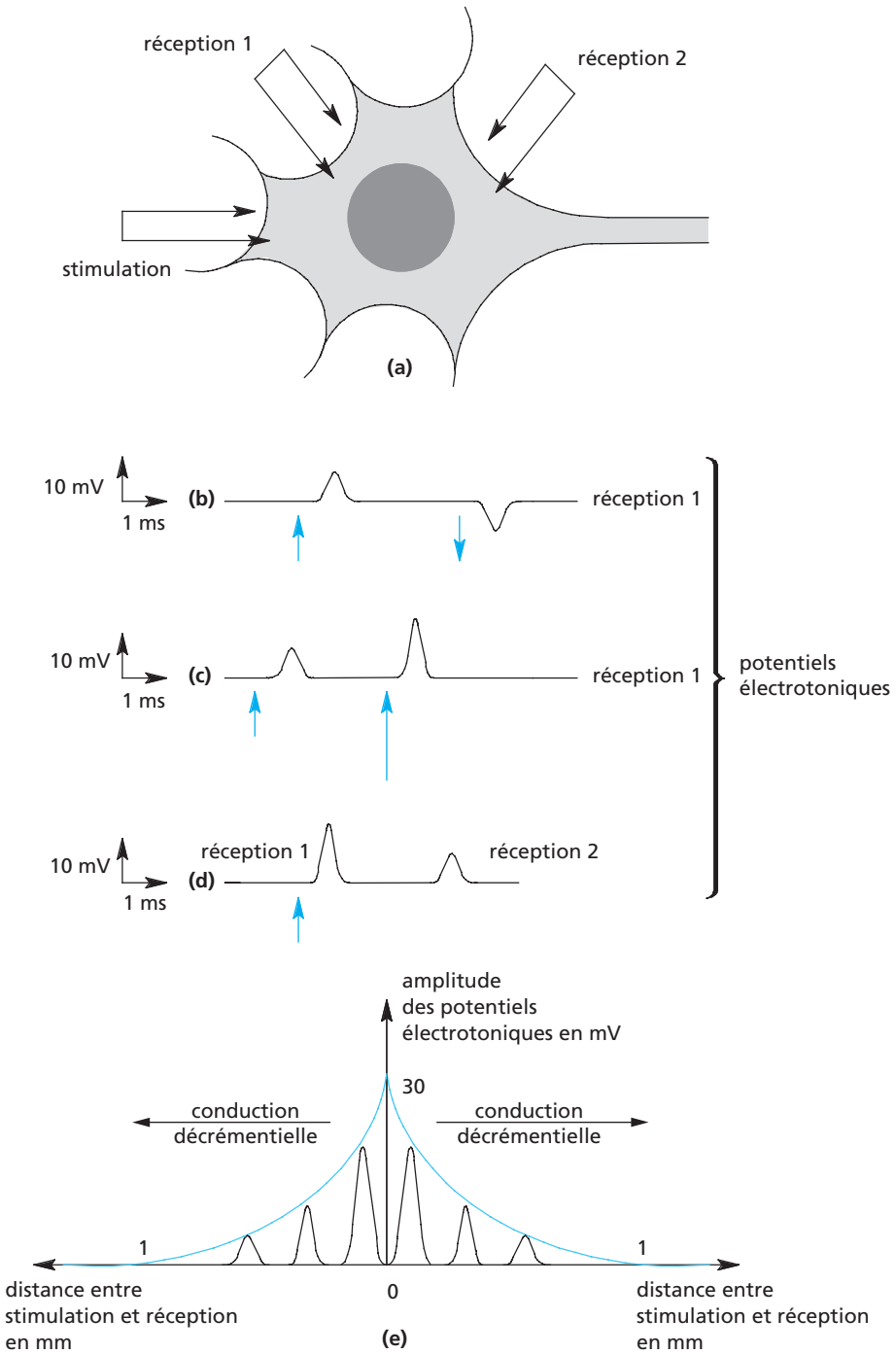


Figure 12.22 Potentiels électrotoniques.
La distance à laquelle s'annule le potentiel augmente avec le diamètre des fibres. Les flèches bleues caractérisent le sens et l'amplitude de la stimulation.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Le tableau 12.1 consigne une comparaison entre potentiels électrotoniques et potentiels d'action.

Tableau 12.1 Caractéristiques comparées des potentiels électrotoniques et des potentiels d'action.

	Potentiels électrotoniques	Potentiels d'action
Exemples	PPSE, PPSI, potentiels miniatures, potentiels évoqués, potentiels pacemaker (chapitre 17 § 17.2.1c)	potentiels d'action sodiques, calciques
Amplitude	variable	nulle ou maximale : « tout ou rien »
Durée	variable	constante pour un même type cellulaire fonction du type cellulaire
Sens de la ddp	dépolarisation ou hyperpolarisation	dépolarisation
Additivité	possible	impossible
Période réfractaire	absente	présente
Propagation	dans les deux sens d'une fibre	dans un seul sens dans une chaîne de neurones
Conduction	décrémentielle	non décrémentielle : amplitude constante
Déclenchement	par un stimulus ou spontané (chapitre 17)	par une dépolarisation membranaire
Obtention	pas de seuil	seuil

b) Origine des potentiels électrotoniques

Les charges positives injectées au point A (figure 12.23b) repoussent les cations (majoritairement des ions K^+) et attirent les anions. Les cations repoussés se déplacent longitudinalement le long de l'axone (figure 12.23c) et sont à l'origine de courants longitudinaux. De plus comme la membrane n'est pas isolée, ces charges vont aussi traverser la membrane aux endroits où un passage existe, notamment en empruntant des canaux de fuite (figure 12.23d). Sont ainsi créées des boucles de courants locaux (figure 12.23e). Ces fuites à travers des canaux ouverts entraînent une diminution du courant cytoplasmique et donc du potentiel. On assiste donc à une conduction passive ou décrémentielle d'un potentiel dit « électrotonique ». La distance au bout de laquelle disparaît ce potentiel est directement proportionnelle à la perméabilité membranaire aux ions et inversement proportionnelle au diamètre de la fibre.

Ces potentiels électrotoniques sont donc très différents des potentiels d'action. Ils ne sont pas dus à des variations de la perméabilité membranaire. Ils illustrent simplement que la membrane se comporte comme un conducteur électrique aux qualités médiocres. On parle de « propriété de câble ».

Les propriétés de ces potentiels sont fondamentales pour l'intégration.

12.3.3 Sommations temporelle et spatiale et le grand PPS

a) Sommations temporelle et spatiale

Le protocole de la figure 12.24a permet divers enregistrements. L'amplitude des potentiels électrotoniques peut augmenter quand :

- deux stimulations identiques sont portées au même endroit dans un court laps de temps : **sommation temporelle** (figure 12.24c et e) ;
- deux stimulations de même amplitude sont portées au même moment à deux endroits différents : **sommation spatiale** (figure 12.24d).

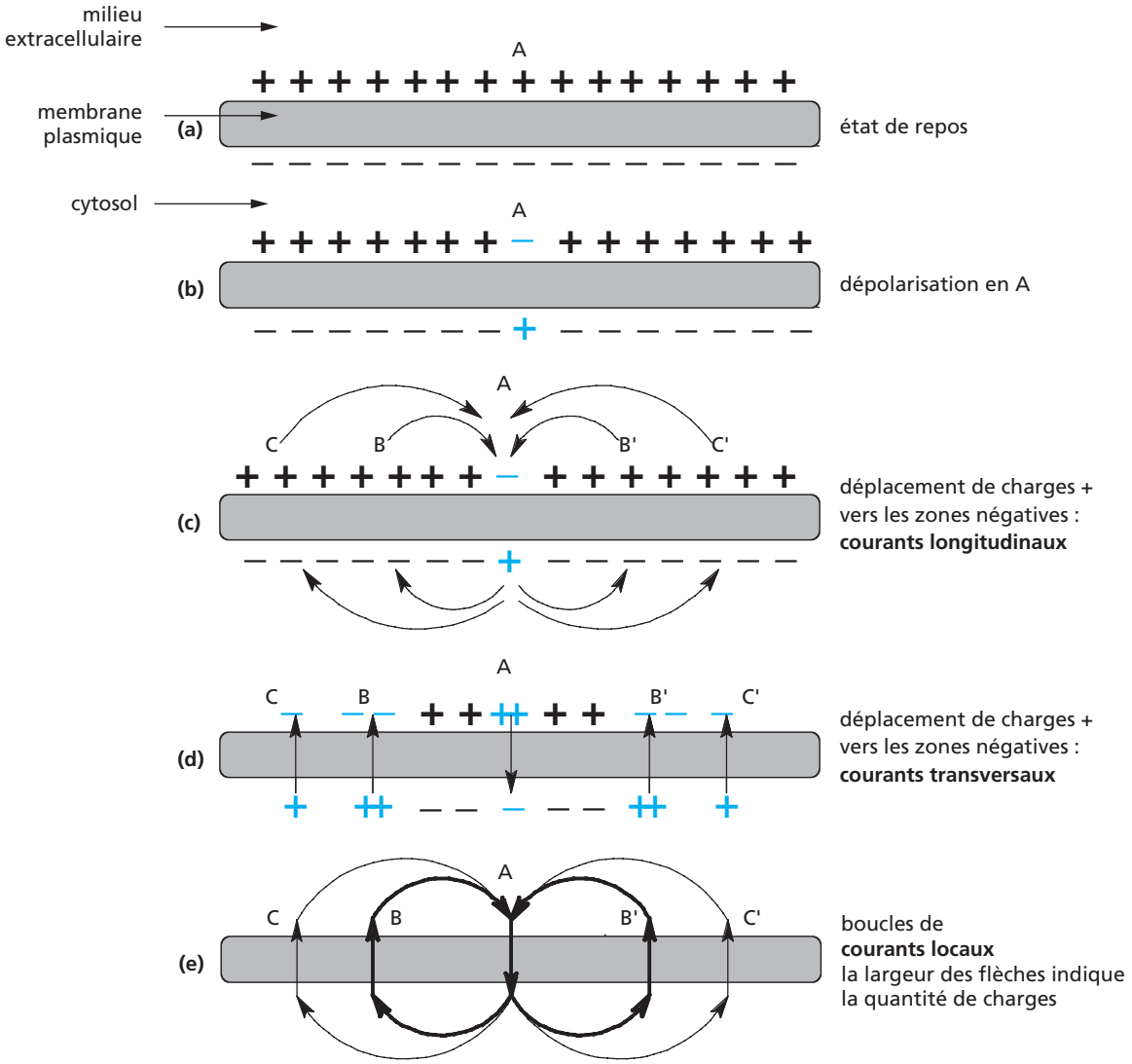


Figure 12.23 Courants locaux et potentiels électrotoniques.

Si l'enregistrement est réalisé, non pas sur le corps cellulaire, mais sur l'axone, et si l'amplitude du potentiel électrotonique est suffisante (figure 12.24e et f), on obtient alors un potentiel d'action.

b) Le grand PPS

Revenons au motoneurone recevant des centaines d'informations en un temps bref. La transmission d'un message au niveau de chaque synapse se traduit, au niveau du corps cellulaire ou des dendrites, par un potentiel électrotonique dépolarisant, qualifié de **PPSE**, potentiel postsynaptique excitateur (synapse excitatrice) ou par un potentiel électrotonique hyperpolarisant, qualifié de **PPSI**, potentiel postsynaptique inhibiteur (synapse inhibitrice). Au final, tous ces signaux, propagés de façon décrémentielle, se retrouvent au niveau du corps cellulaire où ils sont additionnés algébriquement en une résultante qualifiée de **grand PPS** (figure 12.25). Comment passe-t-on à un potentiel d'action ?

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

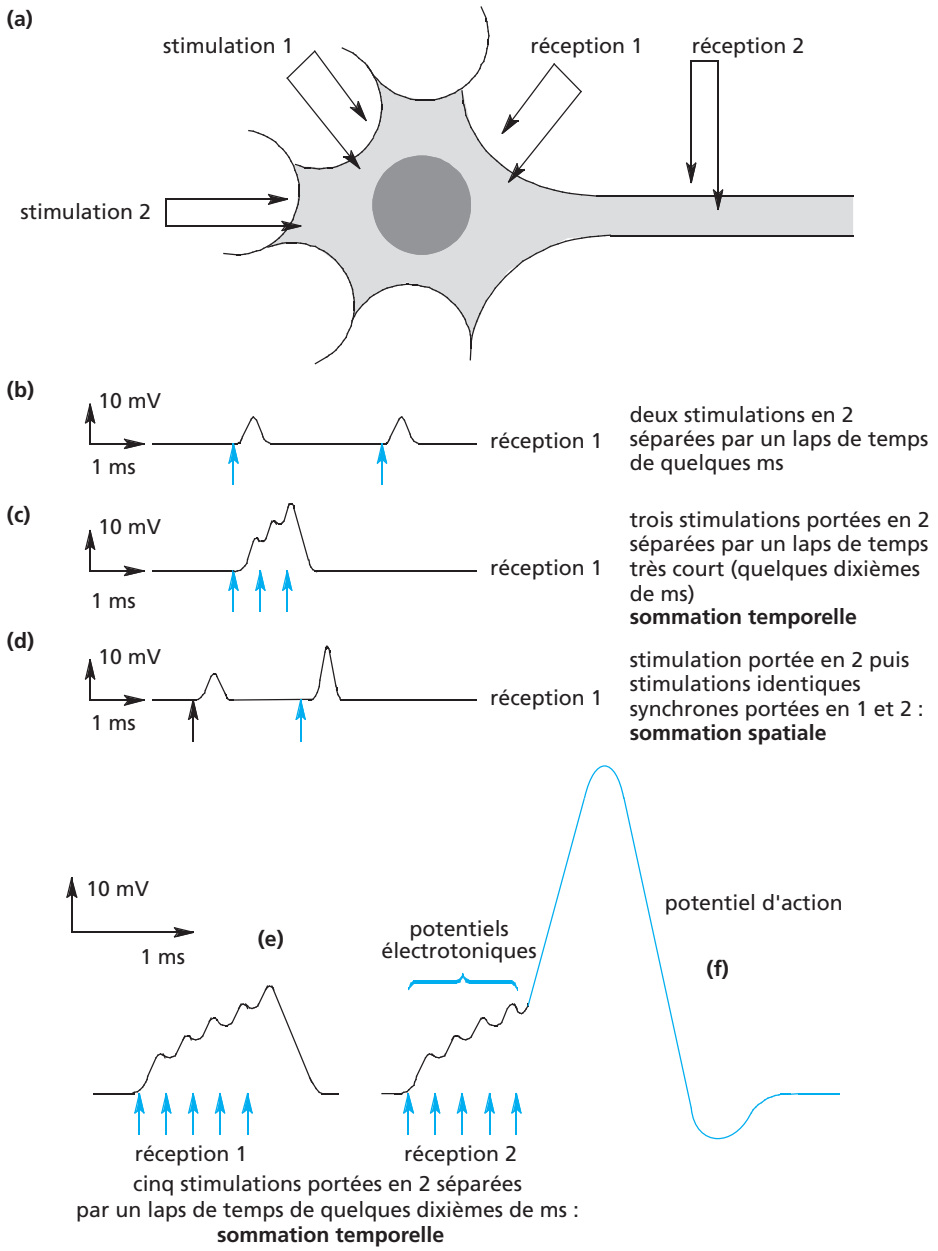


Figure 12.24 Sommations temporelle et spatiale.

c) Du grand PPS au potentiel d'action

L'obtention d'un potentiel d'action nécessite au moins deux conditions :

- une stimulation dépolarisante suffisante : il faut que l'amplitude de la somme algébrique des PPS (c'est-à-dire l'amplitude du grand PPS) réponde à cette condition ;

- la présence sur la membrane de canaux voltage dépendants. Or la membrane plasmique d'un neurone est hétérogène (figure 12.25). En général, les dendrites (sauf les plus longues) et le corps cellulaire ne présentent pas dans leur plasmalemme de canaux voltage dépendants impliqués dans la genèse des potentiels d'action. Ces parties du neurone conduisent des potentiels électrotoniques de façon décrémentielle (propriété de câble). Le **segment initial** de l'axone est la première région où l'on trouve des canaux voltage dépendants, dont le seuil d'activation est très bas. C'est donc à ce niveau que naît le potentiel d'action.

La suite de l'axone présente une membrane comportant des canaux voltage dépendants au niveau de laquelle s'expriment des potentiels d'action.

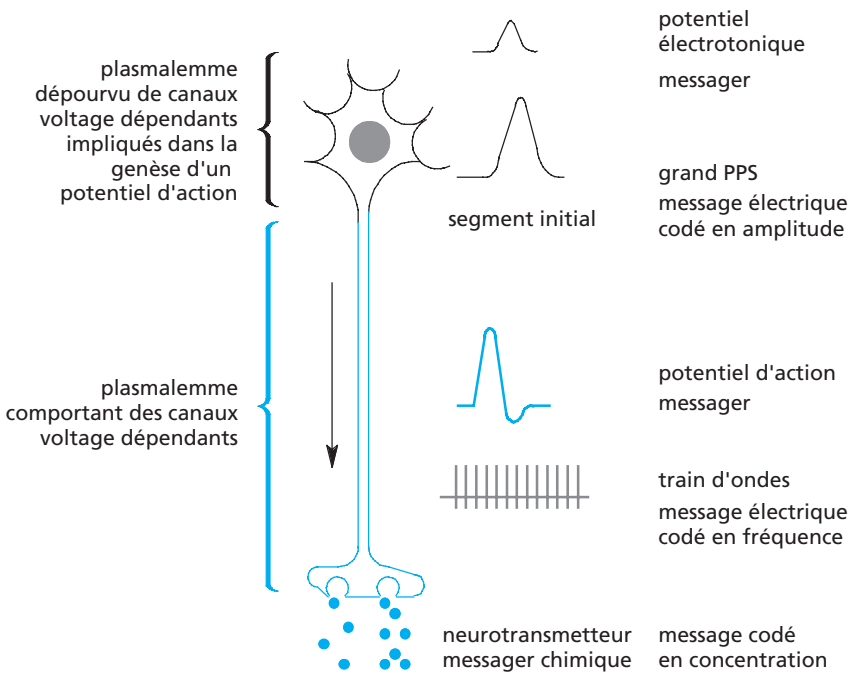


Figure 12.25 Variation spatiale de la perméabilité membranaire du neurone et diversité des potentiels.

L'amplitude du grand PPS est « traduite » en fréquence de potentiels d'action (figure 12.26). Un véritable **codage de l'information** est réalisé au niveau du segment initial. Les **messagers** constitués par les potentiels d'action sont organisés en **trains d'onde** de fréquence variable qui constituent le **message** nerveux, ou influx nerveux. La membrane du segment initial possède divers types de canaux voltage dépendants, notamment des canaux à K^+ qui jouent un rôle essentiel dans ce codage.

Conclusion

La diversité spatiale des propriétés de perméabilité de la membrane plasmique neuronale permet au neurone de combiner en un tout cohérent, c'est-à-dire d'intégrer, les multiples informations qu'il reçoit en divers points. La somme de ces signaux constitue un grand PPS à l'origine des potentiels d'action engendrés au niveau du segment initial et conduits par l'axone. Ainsi, au cours de son cheminement dans un circuit neuronal, l'information nerveuse est réorganisée, modulée, au niveau de chacune des mailles du réseau.

Il nous reste à envisager la conduction du message nerveux à l'échelle de l'axone.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

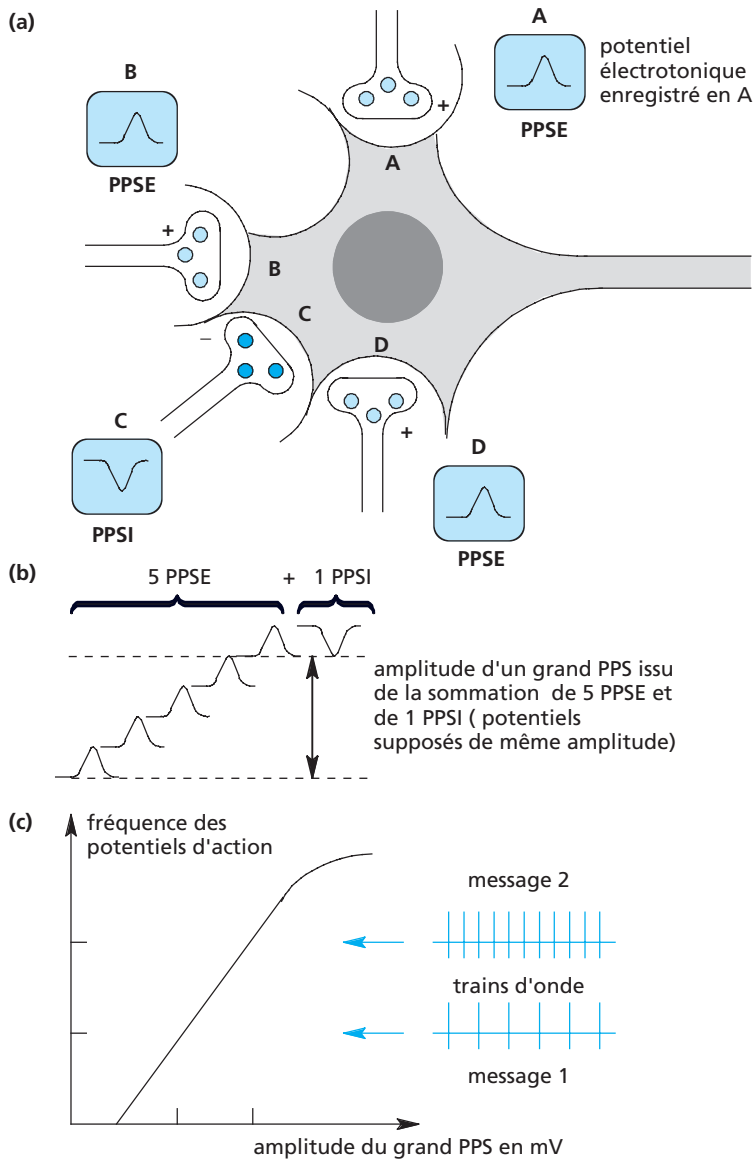


Figure 12.26 Codage de l'amplitude du grand PPS en fréquence de potentiels d'action.

12.4 CONDUCTION DU MESSAGE NERVEUX PAR UN AXONE

12.4.1 Mise en évidence et caractéristiques de la conduction

Le montage de la figure 12.27 montre deux potentiels d'action identiques recueillis à deux endroits différents de l'axone. Le potentiel d'action est propagé de façon non décrémentielle. Les deux potentiels diffèrent par leur **temps de latence**, t_1 et t_2 (segment compris entre l'artefact et le début de la dépolarisation). Ce paramètre correspond au temps de genèse du potentiel et à celui de sa conduction du lieu de stimulation à celui de sa réception (distance d). On peut

mesurer d_1 et d_2. Le quotient $(d_2 - d_1)/(t_2 - t_1)$ correspond à la vitesse de conduction du message. Les valeurs courantes sont de l'ordre de quelques $m.s^{-1}$. L'intervalle de vitesses est de quelques $cm.s^{-1}$ à une centaine de $m.s^{-1}$.

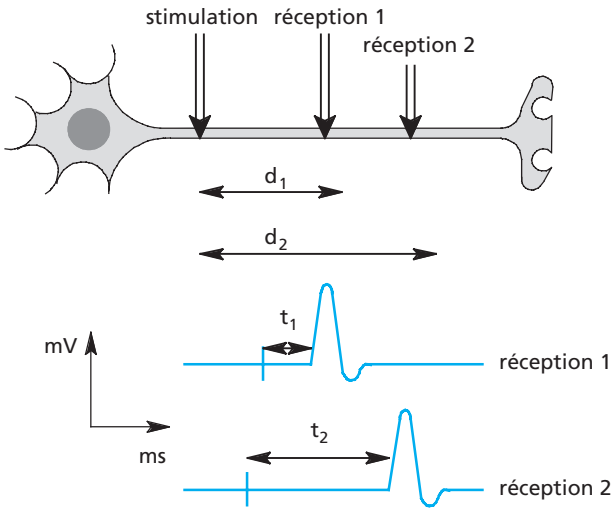


Figure 12.27 Mise en évidence de la conduction et calcul de la vitesse de l'influx nerveux.

Comment se réalise cette propagation ? Comment expliquer son caractère non décrémentiel ? Quels facteurs conditionnent la vitesse ?

12.4.2 Conduction par genèse d'un potentiel d'action de proche en proche au niveau d'une fibre amyélinique

a) Propagation bidirectionnelle dans un montage expérimental

La figure 12.28 illustre les étapes d'un modèle couramment admis. La stimulation est portée sur un point A d'un axone. À ce niveau des canaux à Na^+ Vd vont s'ouvrir. Deux conséquences en découlent :

- par rétrocontrôle positif d'autres canaux Na^+ Vd s'ouvrent (§ 12.2.2e) : la membrane se dépolarise ;
- la dépolarisation induite est à l'origine de courants locaux qui vont provoquer la dépolarisation de zones voisines (points B et B') au niveau desquelles le processus précédent recommence.

Au point A, les canaux à Na^+ Vd s'inactivent alors que s'ouvrent les canaux à K^+ Vd.

Les courants locaux engendrés par la dépolarisation en B et B' affectent la région de A. Cependant, l'inactivation des canaux à Na^+ Vd interdit toute dépolarisation liminaire (période réfractaire absolue).

Cette succession d'événements se répète des deux côtés de la fibre. Ainsi, la **propagation** du message est en fait assurée par la genèse de proche en proche d'un potentiel d'action. Le potentiel créé en A ne se déplace pas en B. Cela explique le caractère non décrémentiel de la propagation.

Enfin, l'inactivation prolongée des canaux à Na^+ Vd fait que lorsque ces canaux redeviennent activables (c'est-à-dire acquièrent un état fermé), les courants locaux sont engendrés en des points trop éloignés pour atteindre A et y provoquer une dépolarisation à l'origine d'un nouveau potentiel d'action.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

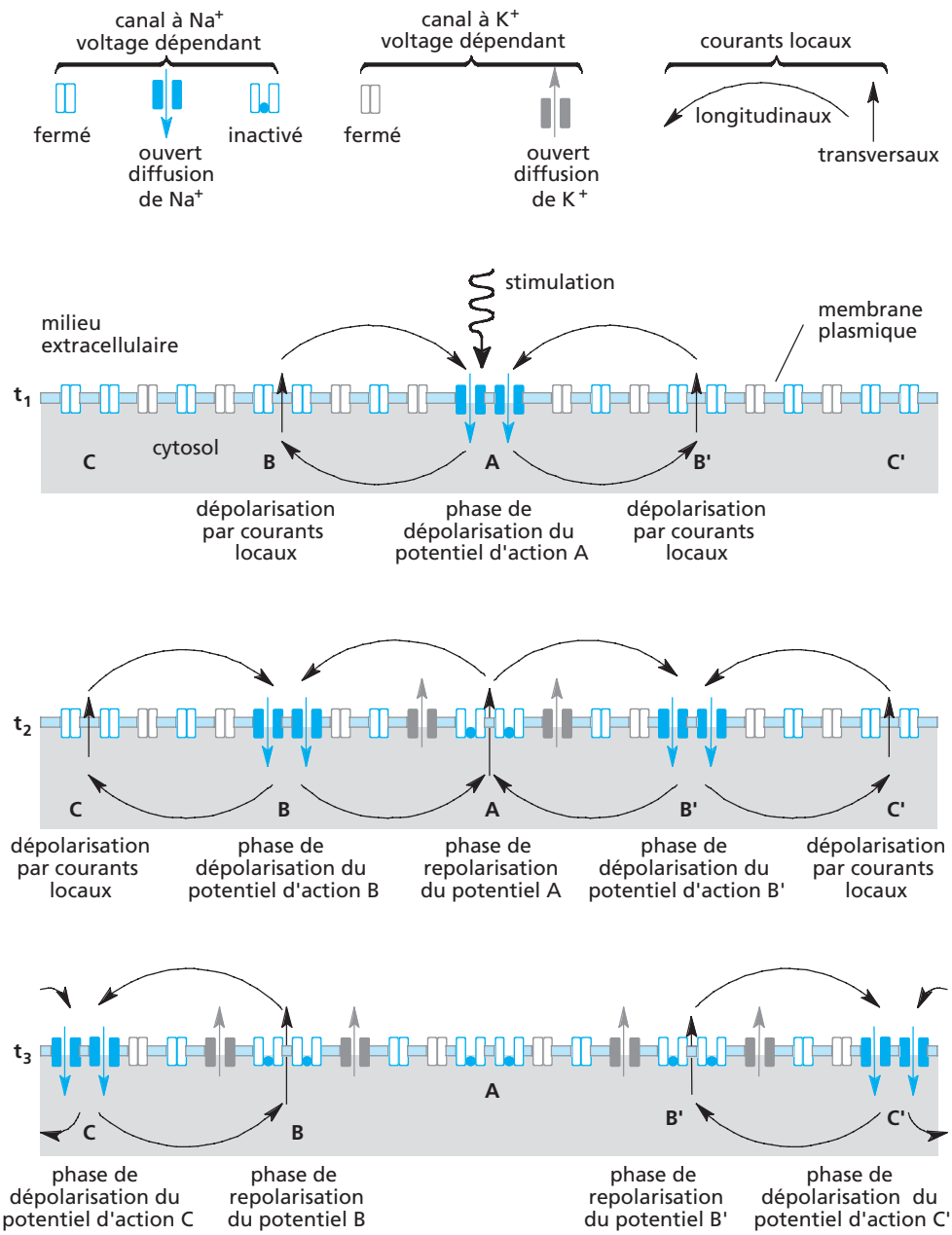


Figure 12.28 Propagation bidirectionnelle de l'influx.

t_1, t_2 et t_3 trois moments successifs sur une fibre avec les différentes étapes de la propagation de l'influx.

La figure 12.29 résume ces faits et montre que dans un tel montage, un potentiel est « propagé » dans les deux sens. Ce résultat est celui d'un montage expérimental dans lequel un axone est stimulé en un point quelconque. Qu'en est-il dans les conditions de l'organisme ?

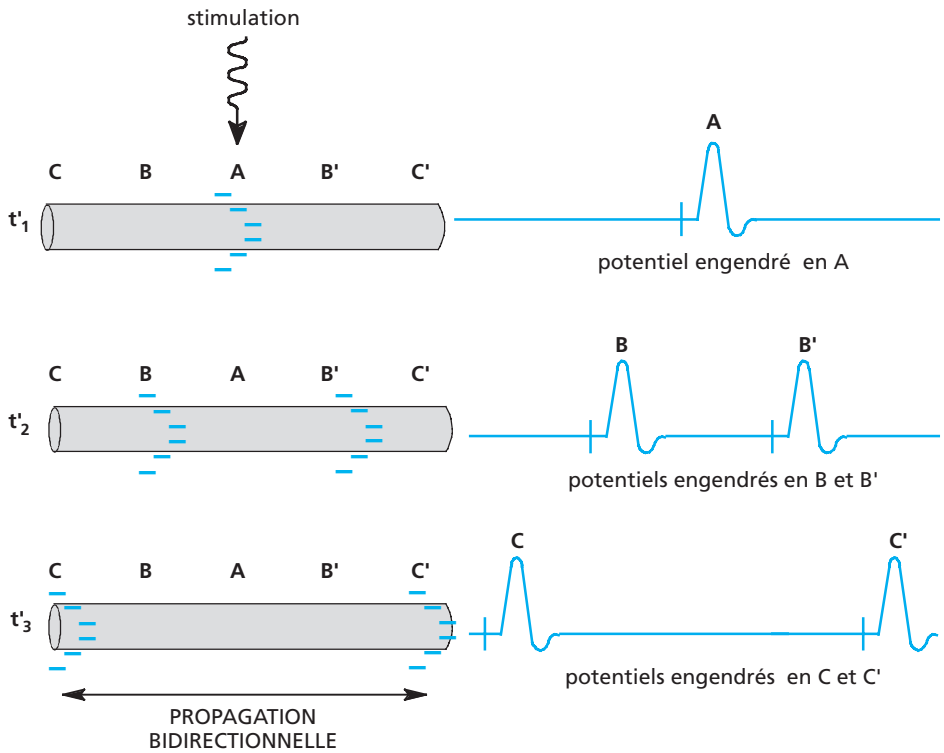


Figure 12.29 Potentiels d'action à des moments successifs sur une fibre placée dans un montage expérimental : propagation bidirectionnelle de l'influx.

b) Sens unidirectionnel du message dans une fibre *in vivo*

Dans une chaîne de neurones, le grand PPS issu de la sommation des divers messages au niveau du corps cellulaire, permet la genèse d'un premier potentiel d'action au niveau du segment initial. Les courants locaux (figure 12.30) issus de cette dépolarisation vont être actifs « en aval » (du côté opposé au corps cellulaire) et sans effet « en amont », à cause de l'inactivation des canaux à Na^+ Vd. Le sens du message sera donc unidirectionnel à l'échelle de l'axone. Rappelons que le fonctionnement synaptique impose le sens de propagation à l'échelle d'un réseau de neurones.

12.4.3 Conduction rapide du message par les fibres myéliniques

Les vitesses les plus élevées sont observées au niveau des fibres myéliniques. Quelle est l'origine de ce revêtement ? Comment influence-t-il la vitesse de l'influx ?

Voir TP5, figure TP5.9b

a) Structure d'une fibre myélinique

La **myéline** constitue une gaine qui revêt majoritairement les fibres axonales. Cette gaine est mise en place par les cellules gliales (figure 12.31). Par un processus d'enroulement et de resserrement un cylindre de membranes plasmiques est mis en place à l'extérieur de la fibre. Ce manchon comportant une forte proportion de sphingomyélines constitue un isolant électrique. Il n'est rencontré que chez les vertébrés.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 2, § 2.3.2c

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

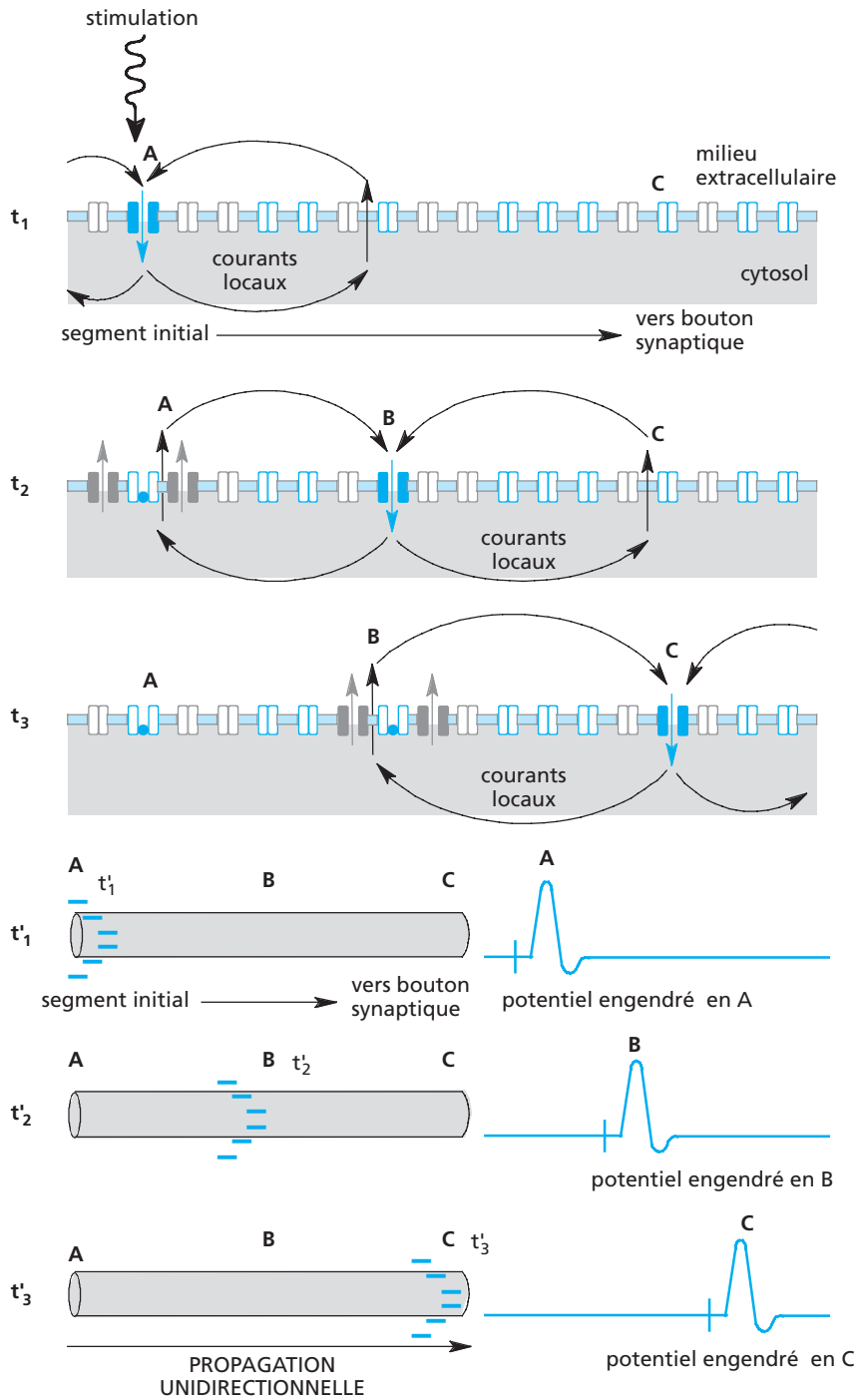


Figure 12.30 Propagation unidirectionelle de l'influx dans une fibre amyélinique *in vivo*.
Cette figure est à comparer avec les figures 12.28 et 12.29.

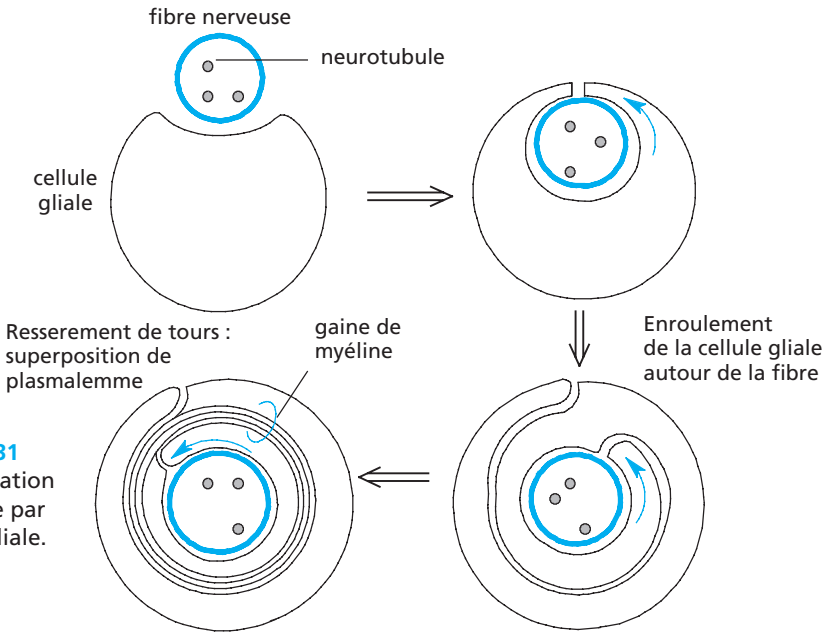


Figure 12.31
Mode de formation de la myéline par une cellule gliale.

Remarque : Les **cellules gliales** sont des cellules qui accompagnent les neurones. Elles appartiennent à plusieurs types (cellules de Schwann, oligodendrocytes…) et assurent diverses fonctions. Les cellules de Schwann assurent la mise en place de la gaine de myéline entourant les axones dans le système nerveux périphérique. Dans le système nerveux central, ce sont les oligodendrocytes qui l'engendrent. Une cellule gliale entoure également les fibres amyéliniques mais elle n'y produit pas de gaine de myéline.

b) Conduction saltatoire par genèse d'un potentiel d'action de nœud de Ranvier en nœud de Ranvier

Un premier potentiel d'action est engendré au niveau du segment initial. Les courants locaux résultants qui fuient le corps cellulaire ne vont pouvoir traverser le plasmalemme qu'aux endroits où l'isolant myélinique est absent (figure 12.32). Ils se propagent rapidement, avec moins d'atténuation. Une boucle est réalisée au niveau d'un nœud où se trouvent des canaux voltage dépendants. Un potentiel d'action est donc créé selon les processus vus auparavant. De nouveaux courants locaux s'établissent et sont à l'origine d'un potentiel d'action au nœud suivant… Ainsi, des potentiels d'action sont engendrés à chaque nœud, ce que l'on qualifie de **« conduction saltatoire »** (figure 12.33). Comme les courants locaux sont conduits très rapidement, la genèse des potentiels successifs est elle aussi très rapide. L'influx parcourt à grande vitesse une fibre myélinique.

Remarques :

- Le plasmalemme de la fibre doublé par la gaine de myéline comporte quelques canaux voltage dépendants qui ne sont pas activés.
- Chez les invertébrés, certaines fibres peuvent conduire un influx à des vitesses élevées. Ce sont des fibres, sans myéline, dont le diamètre important permet de diminuer la résistance cytosolique aux courants locaux. Leur propagation plus rapide explique une genèse plus rapide des potentiels d'action de proche en proche, donc une vitesse de propagation plus élevée. Pour une vitesse de propagation identique un axone myélinisé occupe un diamètre 100 fois inférieur à celui d'un axone non myélinisé. Imaginez ce que serait notre boîte crânienne, et notre silhouette, si aucune des fibres de notre encéphale n'était myélinisée !

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

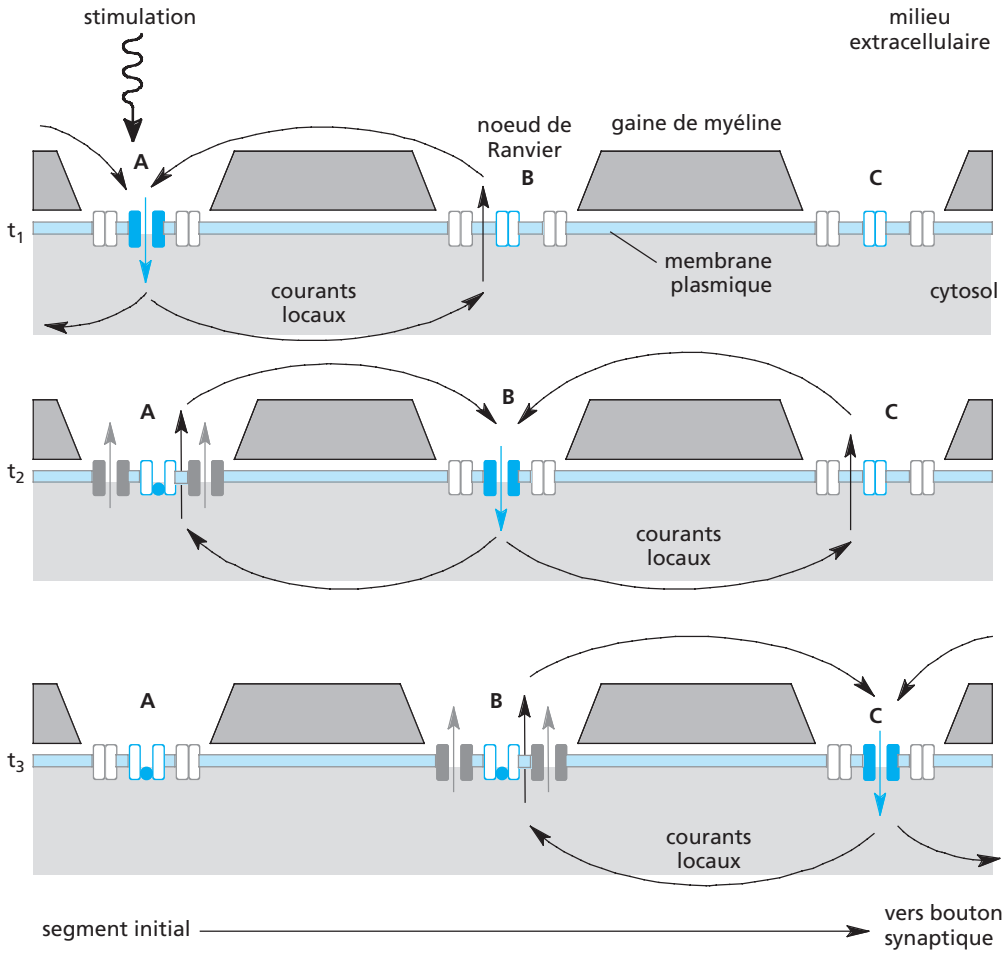


Figure 12.32 Conduction saltatoire le long d'une fibre myélinique.

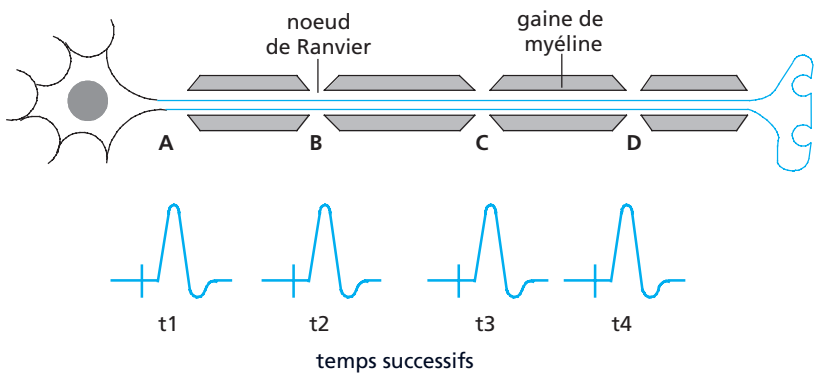


Figure 12.33 Genèse d'un potentiel d'action à chaque nœud de Ranvier.

RÉVISER

L'essentiel

Le potentiel d'action montre une variation de la différence de potentiel transmembranaire en fonction du temps. En réponse à une stimulation, une cellule excitable voit sa perméabilité membranaire à certains cations modifiée : des canaux à sodium et à potassium voltage dépendants s'ouvrent temporairement, laissant diffuser ces ions. L'entrée de sodium provoque une dépolarisation. La repolarisation est associée à l'arrêt de cet influx et à un efflux de potassium. L'analyse de ces processus est basée sur l'utilisation de techniques de voltage imposé à des surfaces membranaires variables. Certaines substances qui bloquent l'activité des canaux permettent de compléter ces résultats. Des modèles de fonctionnement de ces canaux (ouverture et fermeture de la porte, inactivation) ont été proposés.

La membrane plasmique du corps cellulaire et des dendrites peut quant à elle conduire un courant tel un câble. La ddp mesurée est qualifiée de potentiel électrotonique. Ces potentiels, à la différence des potentiels d'action, sont additifs algébriquement et sont conduits de façon décrémentielle. Le corps cellulaire d'un neurone intègre les divers signaux qu'il reçoit par sommations spatiale et temporelle. L'amplitude du grand PPS qui en résulte détermine la fréquence des potentiels d'action émis par le segment initial de l'axone. Le messager potentiel d'action est le support physique du message ou influx nerveux, le train d'ondes, codé en fréquence.

L'axone conduit le potentiel d'action en le régénérant de proche en proche (fibre amyélinique) ou de nœud de Ranvier en nœud de Ranvier (fibre myélinique). Cela explique la constance de l'amplitude des potentiels d'action et la différence de vitesse observée entre les deux types de fibres (figure de synthèse).

Attention

- Maîtrisez bien les notions de dépolarisation, polarisation…
- Sachez rattacher à chaque variation de potentiel un mouvement ionique. Il faut pour cela, maîtriser le potentiel électrochimique, le potentiel d'équilibre… Retenez qu'il s'agit de variations de perméabilité membranaire.
- Retenez que toute cellule vivante a un potentiel de repos, alors que le potentiel d'action est la « signature » des seules cellules excitables.
- Sachez qu'il existe divers potentiels d'action en fonction de l'influx cationique dépolarisant (cf. potentiels d'action calciques).
- Ne confondez pas canal, transporteur et pompe.
- Retenez que les quantités ioniques transférées lors d'un potentiel d'action sont infimes.
- Réfléchissez sur la valeur des mots : que signifie exactement « conduction » d'un potentiel d'action ?
- Ne confondez pas potentiel d'action et potentiel électrotonique. Connaissez leurs caractéristiques.
- Retenez des ordres de grandeur pour des valeurs importantes comme la vitesse de l'influx, la durée d'un potentiel d'action nerveux (comparez avec celle des potentiels d'action des myocytes ventriculaires et interrogez-vous sur cette différence), la valeur de l'amplitude des divers potentiels.

Mots-clés

- canal de fuite
- canal voltage dépendant
- cellules gliales
- conduction de proche en proche
- conduction saltatoire
- dépolarisation
- excitabilité
- grand PPS
- hyperpolarisation
- inactivation
- intégration
- message
- messager
- myéline
- patch clamp
- période réfractaire absolue
- période réfractaire relative
- polarisation
- potentiel d'action
- potentiel d'équilibre
- potentiel de repos
- potentiel électrotonique
- PPSE
- PPSI
- propagation décrémentielle
- rétrocontrôle positif
- sommation spatiale
- sommation temporelle
- tout ou rien
- train d'ondes
- voltage imposé

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

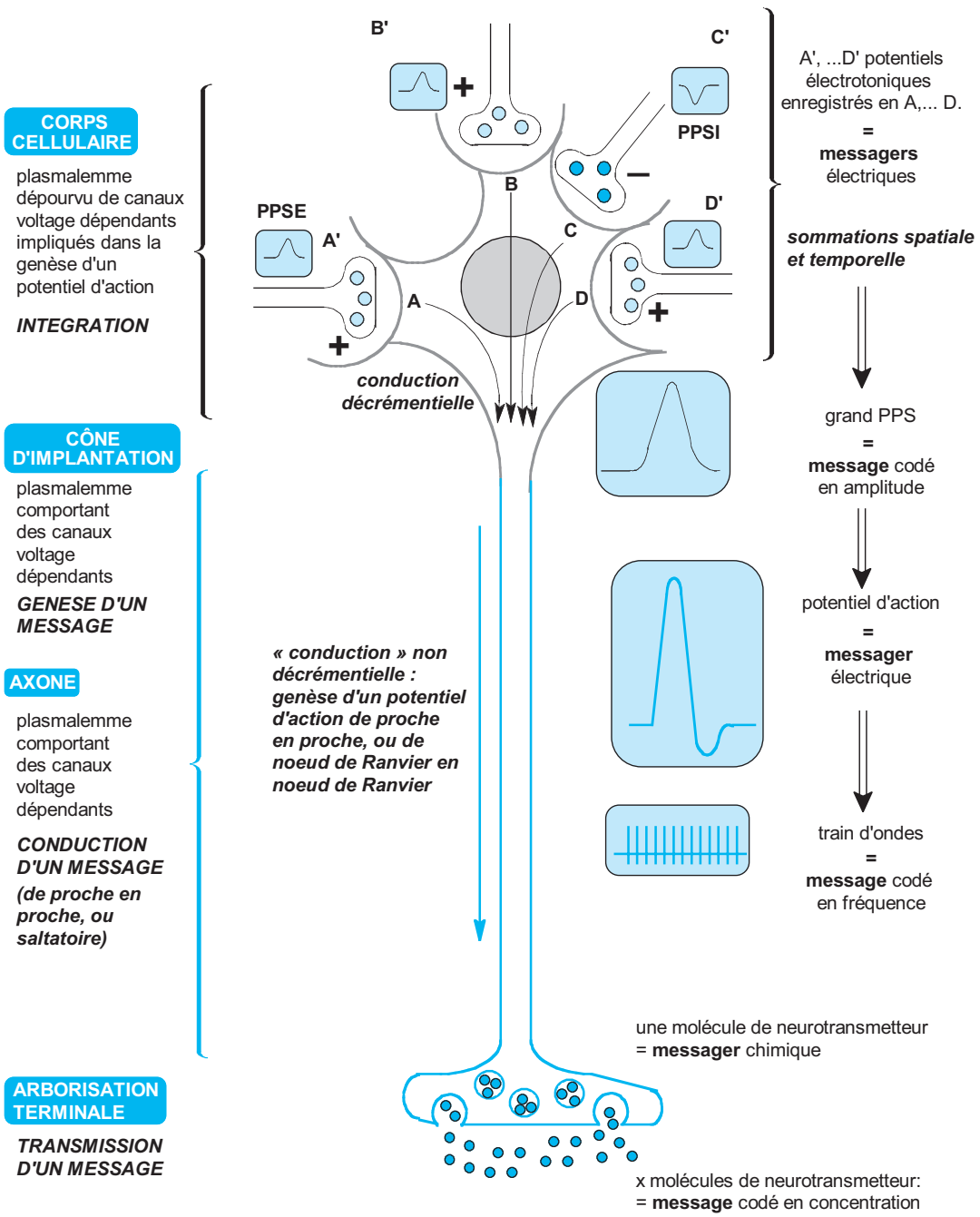


Figure de synthèse

S'ENTRAÎNER

QCM

1. Le potentiel d'action est une propriété : ❑ a. des cellules eucaryotes, ❑ b. de cellules eucaryotes, ❑ c. des seules cellules nerveuses.
2. Le potentiel d'action est : ❑ a. un message, ❑ b. un messager, ❑ c. une dépolarisation.
3. Les canaux voltage dépendants sont : ❑ a. des lipides membranaires, ❑ b. des protéines quaternaires, ❑ c. munis d'une porte
4. Le *patch-clamp* est une technique qui : ❑ a. ne s'applique qu'à un seul canal, ❑ b. permet de mesurer des ddp transmembranaires, ❑ c. met en évidence des flux ioniques.
5. L'amplitude d'un potentiel d'action : ❑ a. s'atténue avec la distance, ❑ b. est fonction de l'amplitude de la stimulation, ❑ c. varie selon les cellules.
6. Les potentiels transmembranaires sont : ❑ a. additifs, ❑ b. non additifs, ❑ c. d'un seul type.
7. Les propriétés de câble de la membrane : ❑ a. permettent la conduction des potentiels d'action, ❑ b. permettent la conduction des potentiels électrotoniques, ❑ c. sont responsables de la conduction saltatoire.
8. Une fibre nerveuse conduit : ❑ a. un influx dans un seul sens, ❑ b. un influx dans les deux sens, ❑ c. des potentiels électrotoniques.
9. Une stimulation à l'origine d'un potentiel d'action est : ❑ a. supraliminaire, ❑ b. liminaire, ❑ c ; dépolarisante, ❑ d. quelconque.
10. La myéline est : ❑ a. présente chez les seuls mammifères, ❑ b. mise en place par l'axone, ❑ c. un isolant, ❑ d. un conducteur.
11. La vitesse de l'influx nerveux est fonction : ❑ a. de la présence ou de l'absence de myéline, ❑ b. du diamètre de la fibre, ❑ c. de l'amplitude de la stimulation.
12. Le potentiel d'action est conduit : ❑ a. par le corps cellulaire, ❑ b. par l'axone, ❑ c. de façon décrémentielle.

Questions de synthèse

Le message nerveux.
La perméabilité de la membrane plasmique des neurones.
Potentiel d'action et potentiels électrotoniques.
L'axone.

Analyse de documents

Exercice 12.1 *(inspiré de Hammond et Tritsch, Neurobiologie cellulaire, Doin)*
Un dispositif expérimental est constitué par deux compartiments A et B (d'un volume total de 10 mL) séparés par une cloison de téflon percée d'un trou de 1 mm^2 de surface. Ils contiennent chacun une solution aqueuse ionique. Les concentrations en K^+ sont respectivement de 5 et de 140 $mmol.L^{-1}$. D'autres ions, dont des ions Ca^{2+} sont présents, la neutralité électrique est respectée. Une bicouche lipidique comportant un seul canal à K^+, à ouverture commandée par les ions Ca^{2+} est disposée au niveau de l'orifice. Cette interface et les deux régions des solutions voisines constituent un condensateur de capacité C_m de 10^{-8} F.
1. Indiquez l'évolution de ce système. Calculez la différence de potentiel que l'on aura à l'équilibre.
2. Calculez le nombre d'ions K^+ transférés. On rappelle que Q, la quantité de charges transférées est égale au produit de la ddp (V) par la capacité (F). La charge électrique portée par u électron est de $-1{,}6.\ 10^{-19}$ C.
3. Rapportez cette valeur au nombre total d'ions K^+. Que pouvez vous déduire de cette valeur ?
Exercice 12.2 (*inspiré de Hammond et Tritsch, Neurobiologie cellulaire, Doin*)
Des cellules musculaires de rat sont incubées *in vitro* en présence de tétrodotoxine (TTX) tritiée. La courbe de la figure 12.34 représente la liaison, c'est-à-dire la fraction de sites liés, en fonction de la concentration en TTX. Des précautions ont été prises pour ne prendre en compte que la TTX liée spécifiquement.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

1. Analysez cette courbe. Quels paramètres pouvez vous en déduire, par analogie avec une courbe classiquement rencontrée en biologie cellulaire ?
Parmi ces paramètres, on s'intéresse au $K_{D,}$ que vous avez dû déterminer dans la question précédente.
2. Que réprésente ce paramètre ? Exprimez votre réponse en termes de liaison.
La valeur de K_D permet de déterminer le nombre de sites pouvant s'associer au ligand.
3. Précisez votre calcul. La formule globale de la tétrodotoxine est $C_{11}H_{13}O_3N_3$.
4. Calculez la densité de récepteurs en sachant que la surface membranaire totale de la population cellulaire utilisée est de 5 cm^2.

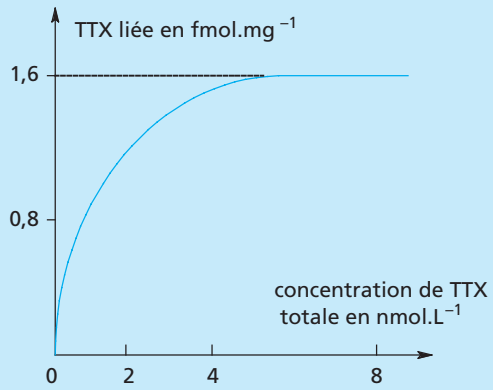


Figure 12.34
Liaison de TTX en fonction de sa concentration.

Organisation fonctionnelle de la cellule musculaire striée squelettique

CHAPITRE 13

Plan

13.1 Le muscle strié squelettique agit sur le squelette
13.2 Bases moléculaires de la contraction
13.3 Mécanismes moléculaires de la contraction

Introduction

Le muscle a déjà été abordé dans l'ouvrage de 1re année à plusieurs niveaux :

– lors de la séance de travaux pratiques consacrée à la dissection de la souris (TP8), la musculature est visible dès l'incision de la peau (muscles masticateurs, muscles pectoraux, musculature pariétale de l'abdomen) ;
– dans les séances de travaux pratiques consacrées au criquet (TP10) et à l'écrevisse (TP11), les muscles insérés sur la cuticule (exosquelette) sont parfois en partie arrachés lors de la dissection des pièces buccales et autres appendices masticateurs ou locomoteurs ;
– une partie du chapitre 12 (Mise en place du plan d'organisation de la grenouille) traite de l'origine et de la formation de la fibre musculaire aussi appelée myocyte. Cette dernière provient de la fusion de cellules appartenant aux myotomes des somites : les myoblastes. Elle a donc une origine mésodermique.

Dans le corps humain, l'importance de la masse musculaire squelettique est variable : de 38 % de la masse corporelle chez un individu non entraîné, elle peut passer à 45 % chez un athlète (comparé au squelette qui correspond à 20 % de la masse corporelle).

Dans ce chapitre, nous aborderons les aspects cellulaires et moléculaires de la contraction en répondant aux questions suivantes :

- Quelle est l'organisation cellulaire du myocyte ?
- Quelle est l'organisation de son cytosquelette ?
- Quels sont les mécanismes cellulaires et moléculaires de la contraction ?
- Comment une énergie chimique (ATP) est-elle convertie en énergie mécanique et en chaleur ?

13.1 LE MUSCLE STRIÉ SQUELETTIQUE AGIT SUR LE SQUELETTE

13.1.1 Relations entre muscle et squelette

Les muscles squelettiques s'insèrent sur les os grâce à des **tendons** (figure 13.1) et les os sont reliés entre eux par des **ligaments**.

Un muscle strié squelettique est caractérisé par sa longueur : plus un muscle est long, plus il est apte à se raccourcir lors de la **contraction** musculaire. L'aptitude au raccourcissement lors de la contraction est la propriété essentielle du muscle mais elle est indissociable de son aptitude au retour à la longueur initiale lors de la **relaxation** musculaire (ou relâchement). Celle-ci est autorisée par l'**élasticité** musculaire.

Les tendons sont faits de tissu conjonctif dont la matrice est riche en **collagène** (ici le collagène I), une protéine peu extensible ; ils sont souples mais très peu élastiques. Grâce à la souplesse et à la faible extensibilité des tendons, les contractions musculaires sont intégralement appliquées aux os sur lesquels ils s'insèrent. La contraction des muscles entraîne donc le

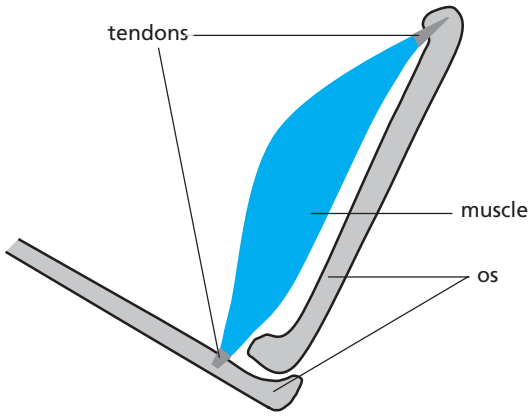


Figure 13.1 Les relations entre muscle et squelette

Les muscles s'insèrent sur les os grâce à des tendons (en gris foncé) et les os (en gris clair) sont reliés entre eux par des ligaments (non représentés ici). Les muscles striés squelettiques fonctionnent le plus souvent en antagonistes : muscles fléchisseurs (figurés en bleu) et muscles extenseurs comme dans le cas des muscles du bras qui actionnent l'avant-bras (biceps fléchisseur, triceps extenseur).

mouvement relatif de ces os et les mouvements des membres, du tronc (cou, thorax, abdomen), de la face et au final de tout le corps. À l'échelle de l'organisme, les muscles squelettiques comme ceux des membres fonctionnent en **antagonistes** (muscles extenseurs, muscles fléchisseurs).

Le muscle squelettique est spécialisé dans des contractions de faible à forte puissance mais souvent de courtes durées et sous contrôle de la volonté, ce qui n'exclut pas une activité réflexe. Il existe aussi des contractions de longue durée impliquées dans le maintien de la posture (encart 13.1).

ENCART 13.1

La diversité des muscles et des fibres musculaires

Les muscles squelettiques sont insérés sur le squelette par des tendons et ils sont constitués de fibres striées. D'autres muscles comme le diaphragme, les muscles de la langue et de la région pharyngienne sont constitués de fibres striées ; insérés sur des cartilages ou sur des lames conjonctives fibreuses, ils sont appelés muscles striés viscéraux.

Le muscle cardiaque ou myocarde constitue la paroi cardiaque. Il est constitué de cellules striées uninucléées appelées cardiomyocytes.

Les fibres musculaires lisses sont des cellules uninuclées non striées qui entrent dans la constitution de la paroi des vaisseaux (artères, veines) et des viscères creux (tube digestif, appareil respiratoire, appareil urogénital).

Voir TP5, histologie des mammifères § 5.1.2

13.1.2 Organisation de la fibre musculaire striée squelettique (ou myocyte)

Au sein du muscle strié squelettique, les unités cellulaires contractiles sont appelées **fibres musculaires** du fait de leur forme allongée (figure 13.2) : elles s'étendent sur toute la longueur du muscle et sont beaucoup plus longues que larges (20 à 100 µm de diamètre pour une longueur pouvant atteindre 30-35 cm). Elles doivent leur nom à leur striation transversale visible au microscope photonique. Elles sont disposées parallèlement en faisceaux séparés par un conjonctif fortement vascularisé ; leur raccourcissement entraîne celui de l'organe.

La fibre musculaire squelettique est un **syncytium** : dans une même masse cytoplasmique sont dispersés de nombreux noyaux (plusieurs centaines). Cette structure est réalisée au cours du développement par fusion de plusieurs centaines de cellules embryonnaires uninucléées appelées **myoblastes**.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 12, § 12.4.7a

Les nombreux noyaux sont localisés en périphérie, sous la membrane plasmique (ou **sarcolemme**). Ce sarcolemme réalise des invaginations tubulaires qui pénètrent dans les profondeurs de la cellule ; elles sont appelées tubules T (chapitre 14). Le centre de la fibre est occupé

par des faisceaux de **myofibrilles** parallèles orientés selon le grand axe de la fibre. Le cytoplasme (ou **sarcoplasme**) est peu abondant et réparti surtout en périphérie ; il montre de nombreuses mitochondries groupées le long des myofibrilles et les autres organites habituels d'une cellule eucaryote : dictyosomes, réticulum endoplasmique. Le réticulum endoplasmique lisse (ou **réticulum sarcoplasmique**) est particulièrement développé ; il forme un réseau de citernes disposées à la surface des myofibrilles et joue le rôle de compartiment à calcium ; nous verrons plus loin (chapitre 14) que la déséquestration du calcium est l'événement déclencheur de la contraction. Le hyaloplasme (ou cytosol) est riche en **myoglobine**, en **glycogène** et en **phosphocréatine**.

Les myofibrilles – cylindres de 1 à 2 µm de diamètre pour plusieurs cm de long (la longueur de la fibre) – constituent le **cytosquelette** du myocyte ; ce sont les éléments contractiles de la fibre.

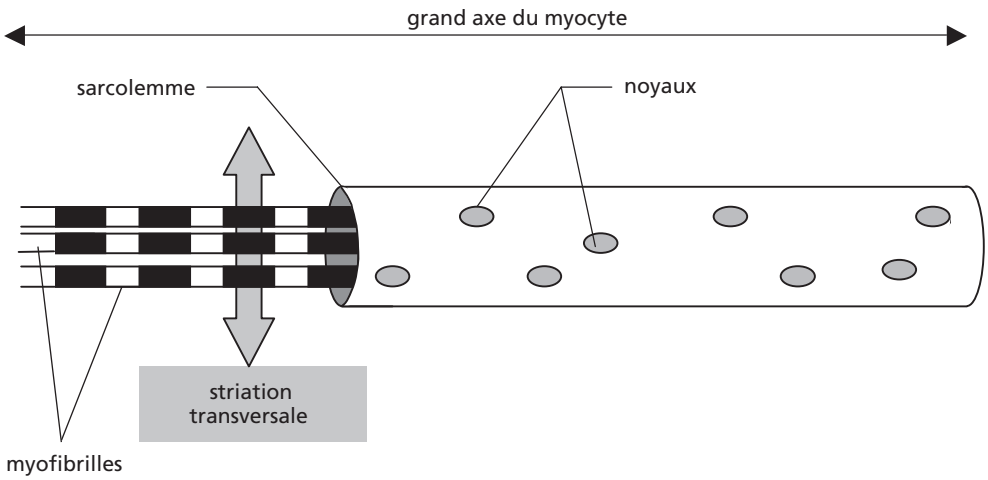


Figure 13.2 La fibre musculaire striée squelettique (ou myocyte).

Elle est beaucoup plus longue (jusqu'à 30-35 cm) que large (20 à 100 µm de diamètre). Il s'agit d'un syncytium : de nombreux noyaux sont dispersés dans une masse cytoplasmique commune. La striation transversale visible au microscope photonique est due à la disposition et à l'organisation des myofibrilles constituant le cytosquelette. Les myofibrilles sont disposées parallèlement au grand axe du myocyte mais leurs unités élémentaires juxtaposées (sarcomères) sont à l'origine de la striation transversale visible sur les coupes longitudinales et qui a donné leur nom. Les myofibrilles sont très nombreuses (compter plusieurs centaines), beaucoup plus que représenté ci-dessus.

13.1.3 Sarcomère : unité de raccourcissement des myofibrilles

La microscopie photonique et la microscopie électronique à transmission ont permis d'explorer la structure des myofibrilles (figure 13.3a). Elles sont constituées d'unités structurales et fonctionnelles répétitives disposées bout à bout : les **sarcomères** (4 à 6 µm de long).

a) Constitution d'un sarcomère

Les fibres musculaires squelettiques montrent au microscope un aspect strié d'où les appellations de fibre striée et de muscle strié. Il s'agit en fait d'une **double striation** : la striation longitudinale orientée selon l'axe de la fibre est due aux myofibrilles disposées parallèlement en faisceaux alors que la striation transversale perpendiculaire à l'axe de la fibre est due aux sarcomères des myofibrilles d'un même faisceau qui sont disposés côte à côte.

Voir TP5, § 5.1.2

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Une coupe longitudinale (figure 13.3b) montre que chaque sarcomère est limité par 2 **stries Z** entre lesquelles sont identifiables différentes bandes (cahier couleur p. 8) :

- la bande **I** claire (pour *isotrope*) de part et d'autre des stries Z s'étend sur deux sarcomères contigus ;
- la bande **A** sombre (pour *anisotrope*) occupe le centre du sarcomère ;
- la bande **H** (de l'allemand *heller* = plus clair) occupe le milieu de la bande **A** ;
- la ligne **M** (de l'allemand *mittelscheibe* = au milieu des bandes) plus dense forme une ligne au milieu de la bande H.

Chaque sarcomère est donc constitué, entre 2 stries Z, d'une bande A centrale sombre et de 2 demi-bandes I claires à ses extrémités.

Les sarcomères contiennent 2 types de filaments protéiques disposés parallèlement : les **myofilaments**. Les myofilaments épais (14 nm de diamètre) occupent la partie centrale du sarcomère correspondant à la bande sombre A. Les myofilaments fins (7 nm de diamètre) en appui sur les stries Z s'insinuent entre les filaments épais de la bande A. La bande I claire ne présente que des myofilaments fins alors que la bande H centrale ne comporte que des myofilaments épais.

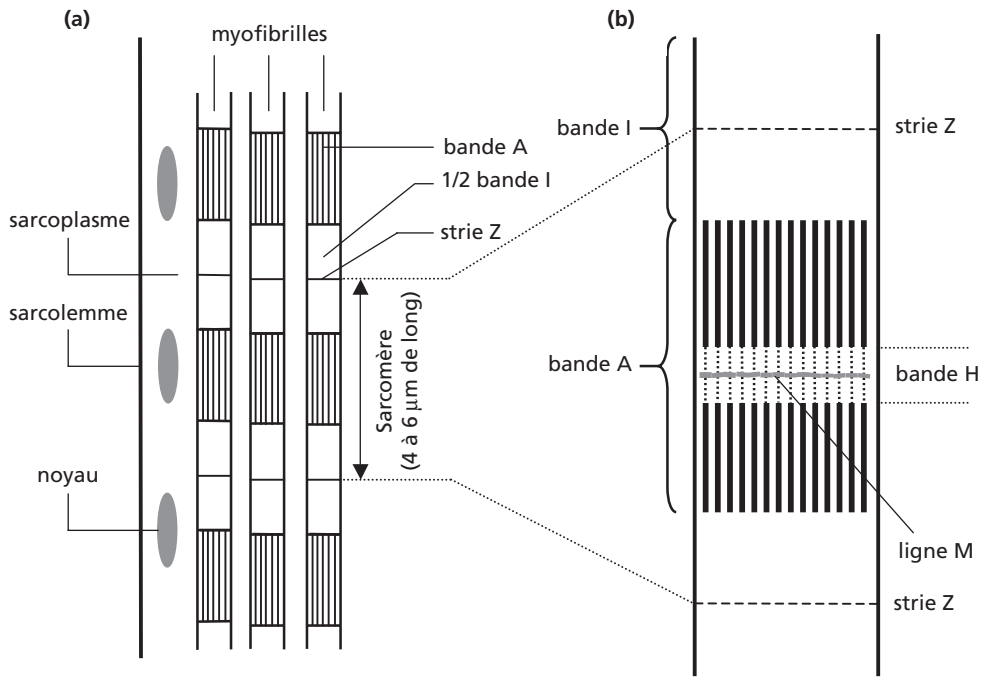


Figure 13.3 Fragment de fibre striée squelettique, myofibrilles et sarcomère.

(a) Chaque myofibrille est constituée d'unités structurales et fonctionnelles répétitives disposées bout à bout : les sarcomères. **(b)** Chaque sarcomère est constitué de deux demi-bandes I claires appuyées sur les stries Z et encadrant une bande A sombre. La bande H occupe le milieu de la bande A ; elle est parcourue en son milieu par la ligne M plus dense.

Sur coupes transversales (figure 13.4), les myofilaments apparaissent disposés selon un réseau hexagonal et les coupes des différentes bandes sont aisément identifiables selon qu'elles ne présentent que des myofilaments fins (bande claire), des myofilaments épais et des myofilaments fins disposés en quinconce (bande sombre) ou uniquement des myofilaments épais (bande H centrale).

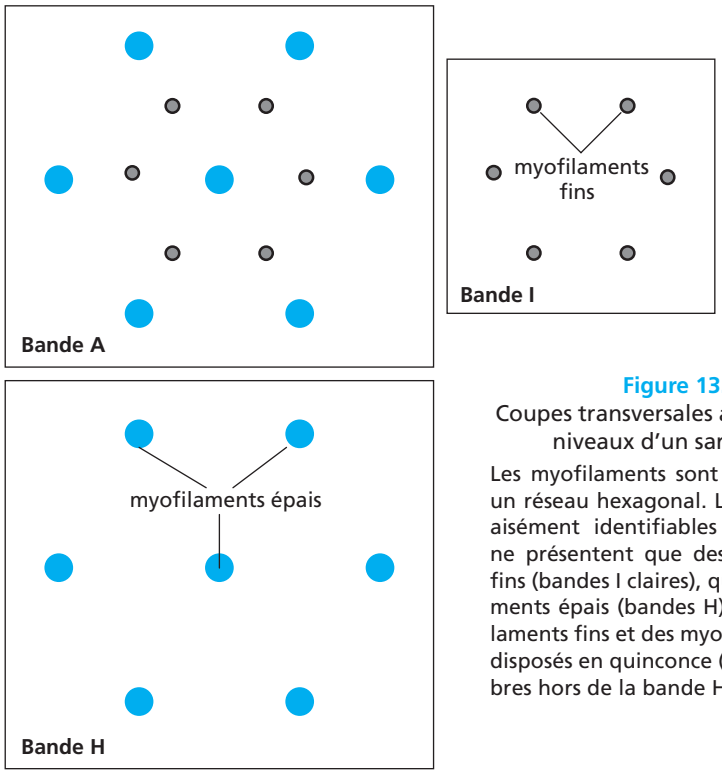


Figure 13.4
Coupes transversales aux différents niveaux d'un sarcomère.

Les myofilaments sont disposés selon un réseau hexagonal. Les coupes sont aisément identifiables selon qu'elles ne présentent que des myofilaments fins (bandes I claires), que des myofilaments épais (bandes H) ou des myofilaments fins et des myofilaments épais disposés en quinconce (bandes A sombres hors de la bande H).

b) Raccourcissement des sarcomères : coulissement-glissement des myofilaments

La contraction du muscle strié squelettique s'accompagne d'un raccourcissement : comment s'effectue ce raccourcissement ? Les observations fondamentales sont apportées en 1954 par Huxley et son équipe. Des muscles sont fixés soit en état de relaxation soit à différents états de contraction. L'examen des préparations au microscope photonique et au microscope électronique couplé à l'analyse mécanique (à l'aide de capteurs de force) montre que :

- la contraction résulte du raccourcissement élémentaire de chaque sarcomère ;
- le raccourcissement peut atteindre, selon le degré de contraction, 20 à 50 % de la longueur initiale du sarcomère ;
- la tension développée va croissante avec le raccourcissement des sarcomères ;
- dans chaque sarcomère, le raccourcissement n'affecte que deux bandes : raccourcissement des deux demi-bandes I (en appui contre les stries Z) et raccourcissement de la bande H (au milieu de la bande sombre) alors que la bande A reste de longueur constante ;
- les myofilaments fins et les myofilaments épais restent parallèles et conservent leur longueur au cours du raccourcissement.

Le raccourcissement est donc réalisé par **coulissement** ou **glissement** des myofilaments fins le long des myofilaments épais (figure 13.5). Ainsi, le raccourcissement cumulé de chacun des sarcomères aboutit au raccourcissement général de la myofibrille et, à une échelle supérieure, au raccourcissement de la fibre et donc du muscle contenant cette fibre (voir la disposition en faisceaux de fibres parallèles figure 13.2).

Le myocyte est donc une cellule de taille énorme, hautement spécialisée, dont le cytosquelette hypertrophié permet le raccourcissement.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

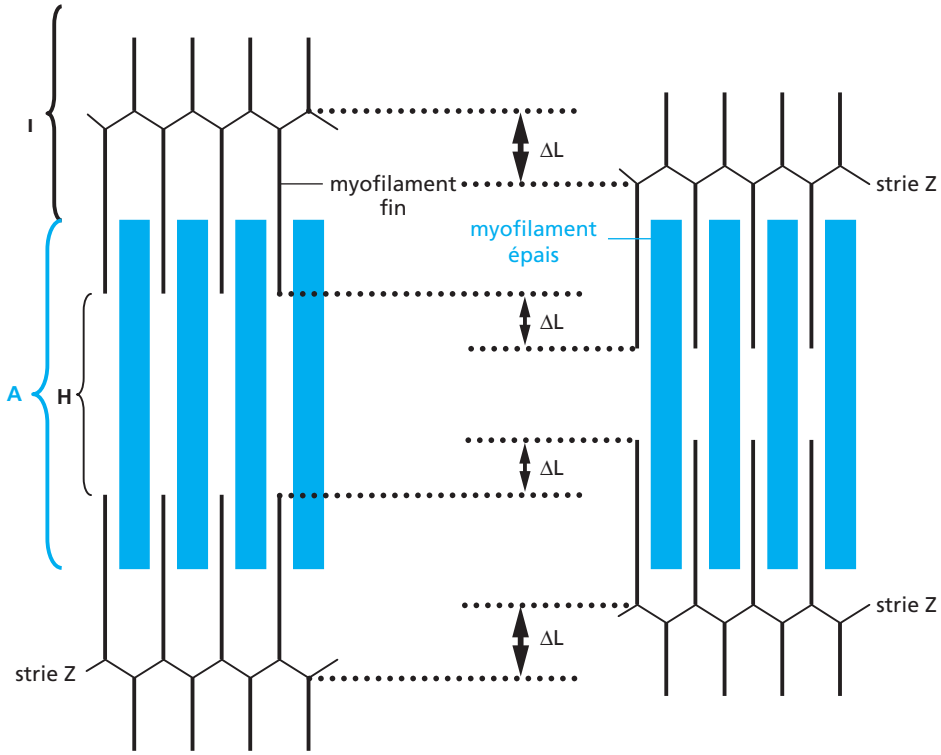


Figure 13.5 Le raccourcissement du sarcomère.

Il s'effectue par rapprochement des deux stries Z, rétrécissement des deux demi-bandes I (↔) et de la bande H (↔) mais la bande A reste de longueur constante. Cela est réalisé par glissement (ou coulissement) des myofilaments fins entre les myofilaments épais. Le raccourcissement cumulé de chacun des sarcomères aboutit à celui de toute la myofibrille.

13.2 BASES MOLÉCULAIRES DE LA CONTRACTION

13.2.1 Nature protéique des myofilaments

La nature des myofilaments peut être étudiée sur du muscle glycériné (A. Szent-Györgyi, 1942) : après macération dans du glycérol froid (0 °C) pendant plusieurs semaines, les structures cellulaires sont dissoutes à l'exception des myofibrilles. Les myofilaments sont solubilisés dans des solutions salines (KCl) de différentes concentrations et les protéines sont séparées par électrophorèse. La solubilisation de l'actine dans KCl à 0,6 M fait disparaître les myofilaments fins alors que la solubilisation de la myosine dans KCl plus concentré et à pH alcalin (entre 7 et 8,5) fait disparaître les myofilaments épais et la bande A. Les myofilaments fins sont donc constitués d'actine et les myofilaments épais de myosine.

a) Myofilaments épais de myosine

Ces myofilaments (14 nm de diamètre) sont constitués d'environ 150 molécules de myosine (plus exactement l'isoforme appelée myosine II).

➤ Molécule de myosine II

La molécule de myosine II (510 kDa) est une protéine hexamérique constituée de 2 chaînes lourdes identiques et de quatre chaînes légères identiques deux à deux. Chaque chaîne lourde a la forme d'un club de golf : l'extrémité NH_2 de forme globulaire est prolongée par une partie filamenteuse en hélice α de 150 nm de long (figure 13.6). Chaque extrémité globulaire de chaîne lourde est associée par liaison non covalente à deux chaînes légères différentes ;

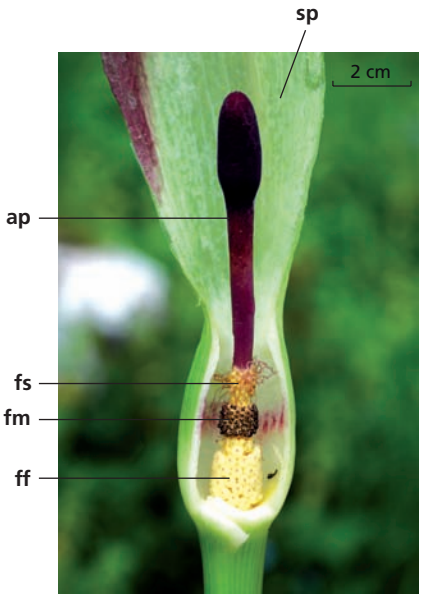


Photo 1 Inflorescence (spadice) d'Arum (aracée) enveloppée par une spathe dont la base a été enlevée.

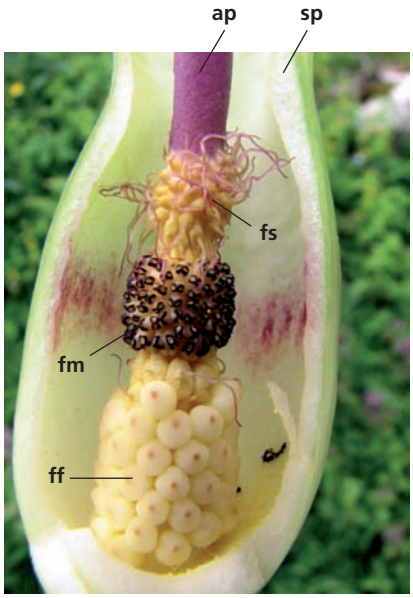


Photo 2 Détail du cliché précédent.

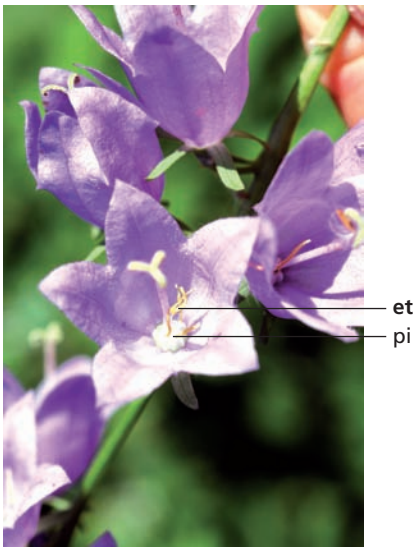


Photo 3 Fleurs de campanule (campanulacée) montrant une protandrie.

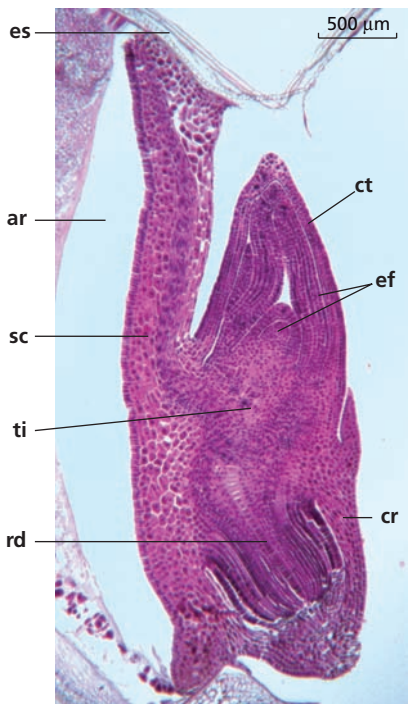


Photo 4 Caryopse de blé (poacée) en coupe longitudinale, secteur de l'embryon.

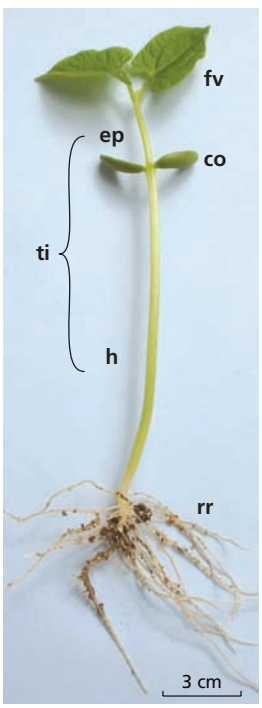


Photo 5 Germination épigée de haricot (fabacée).

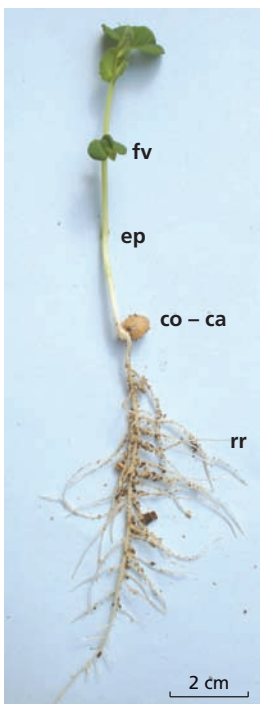


Photo 6 Germination hypogée de pois (fabacée).

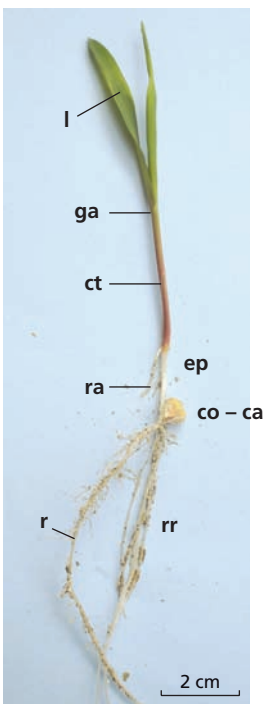


Photo 7 Germination hypogée de maïs (poacée).

ap : appendice coloré en massue. **ar :** artéfact de décollement entre l'embryon et l'albumen. **ca :** caryopse. **co :** cotylédons. **cr :** coléorhize. **ct :** coléoptile. **ef :** épicotyle et feuilles. **ep :** épicotyle. **es :** enveloppe de la semence constituée par le péricarpe et le tégument indissociables. **et :** étamines flétries. **ff :** fleurs femelles. **fm :** fleurs mâles. **fs :** fleurs stériles. **fv :** premières feuilles vertes. **ga :** gaine foliaire. **h :** hypocotyle. **l :** limbe. **pi :** pistil fonctionnel. **ra :** racines adventives. **rd :** radicule. **rr :** appareil racinaire. **sc :** scutellum = cotylédon. **sp :** spathe. **ti :** tigelle.



Photo 1 Pied d'Opuntia.



Photo 2 Tiges et raquettes d'Opuntia.

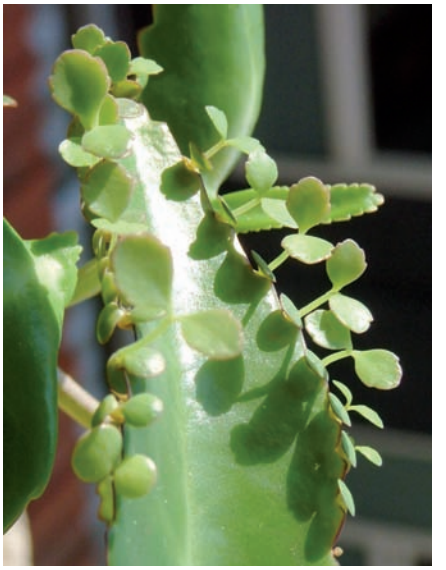


Photo 5 Bryophyllum : feuille porteuse de bulbilles foliaires.



Photo 3 Stolons de fraisier.



Photo 4 Bulbe et bulbille de tulipe.



Photo 6 Multiplication végétative chez le roseau *Phragmites australis*.



Photo 7 Phragmite : marcottage (détail).

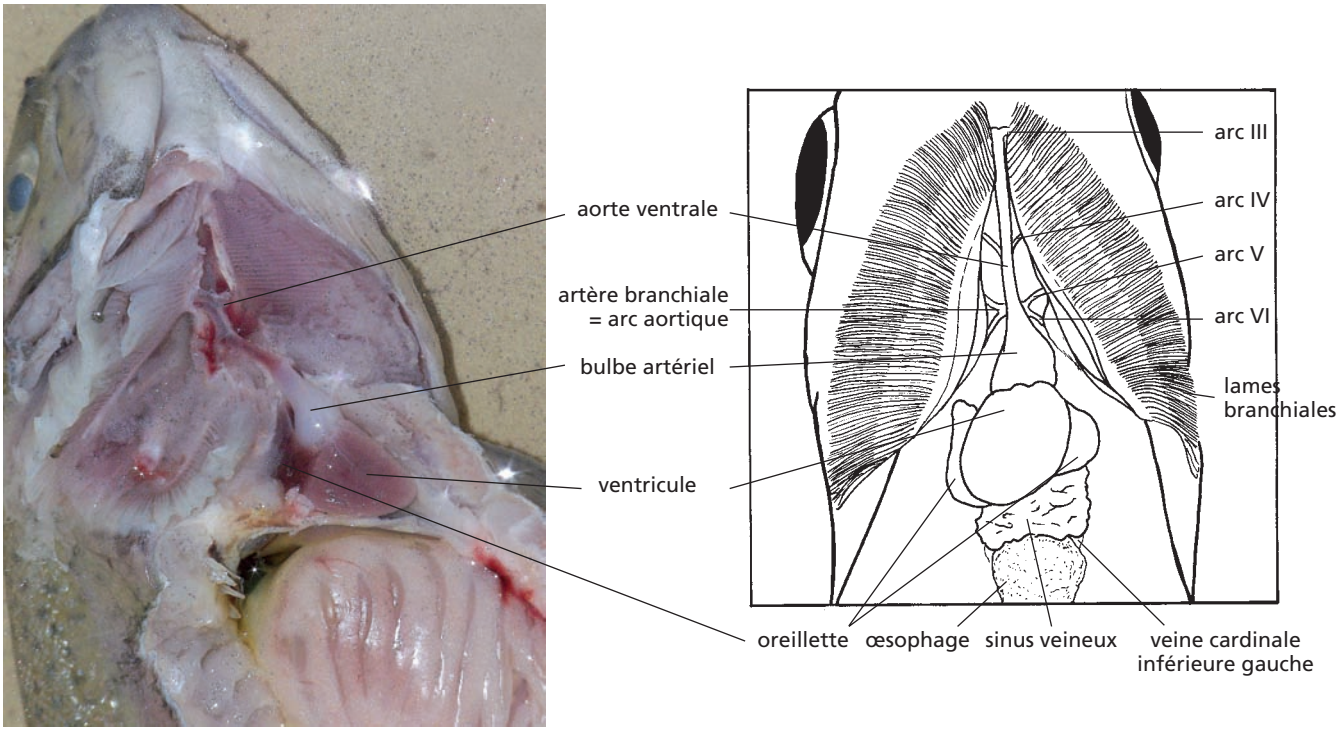


Photo 1 Dissection de la région cardiaque du poisson



Photo 2 Coupe histologique au niveau des branchies de poisson (truite)

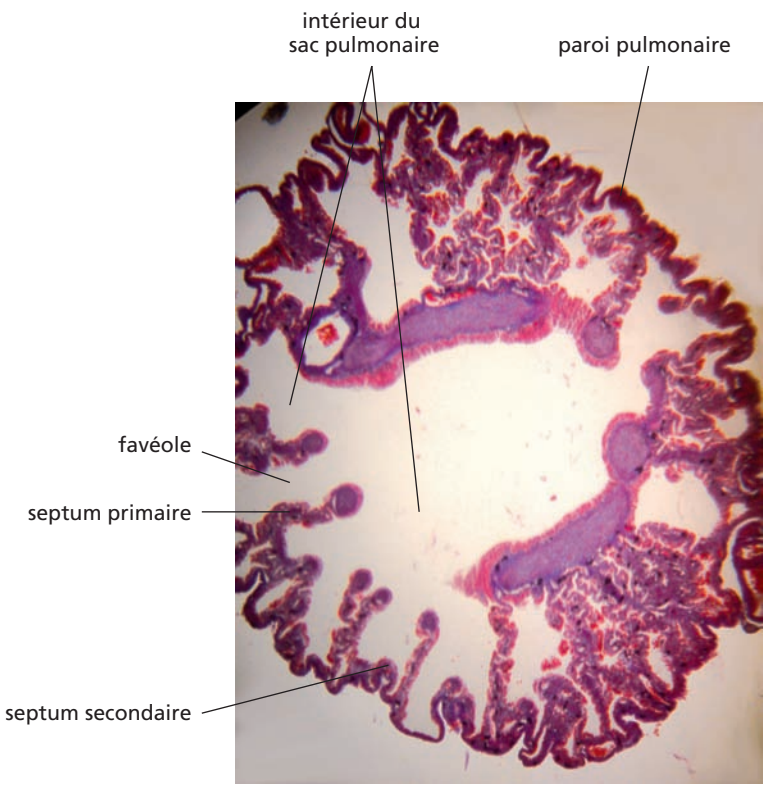


Photo 3 Coupe histologique au niveau des poumons de grenouille

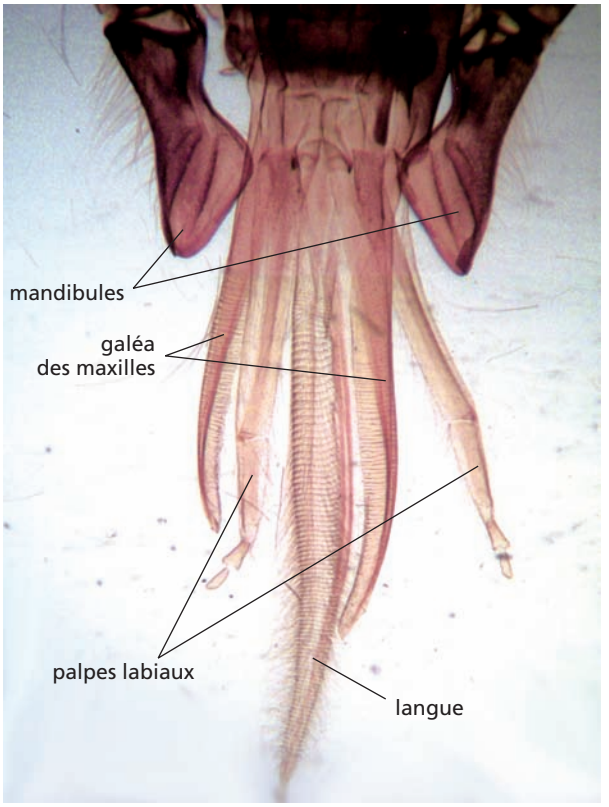


Photo 5 Pièces buccales de l'abeille.

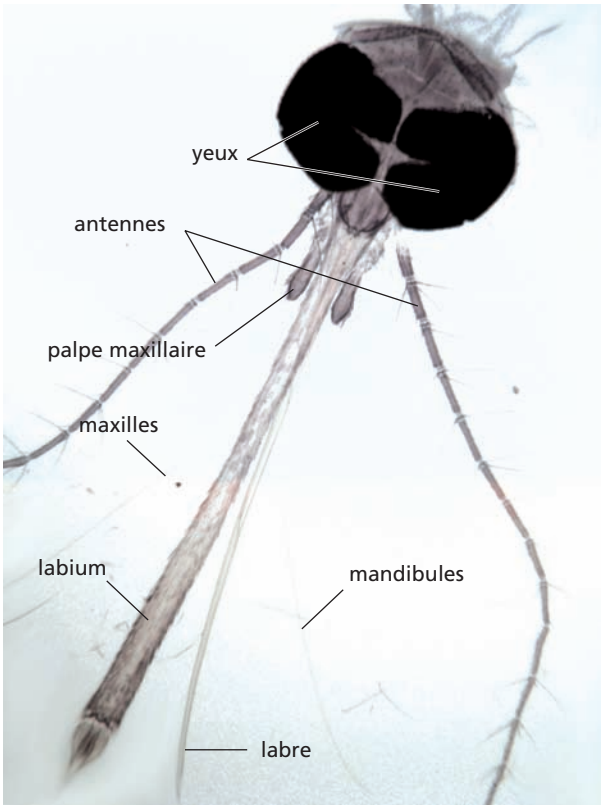


Photo 3 Pièces buccales du moustique.

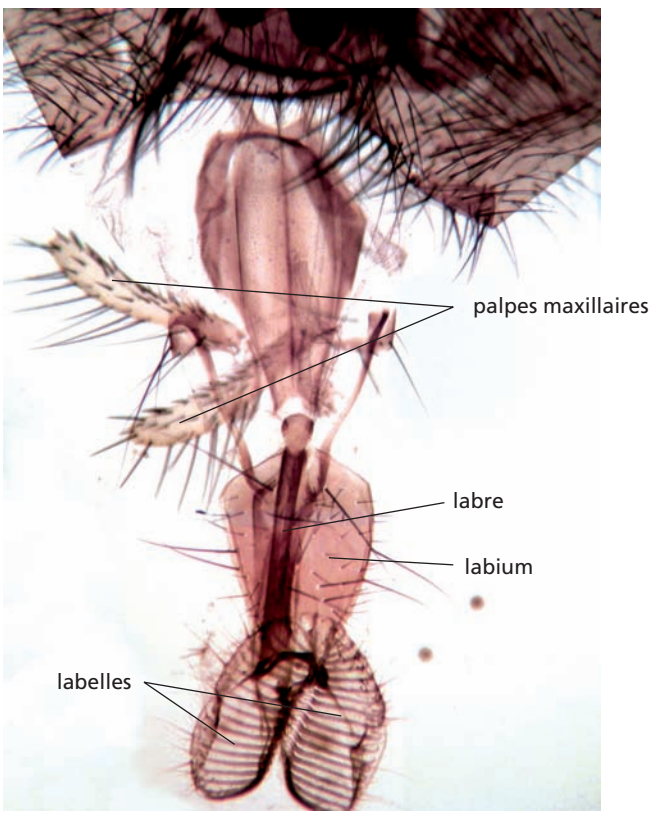


Photo 1 Pièces buccales de la mouche.



Photo 4 Détail de l'extrémité du labium de moustique.

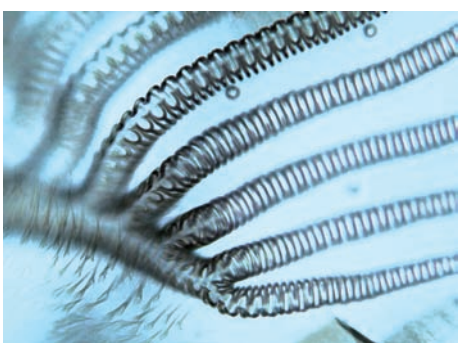


Photo 2 Pièces buccales de la mouche, détail des pseudo-trachées au niveau des labelles.

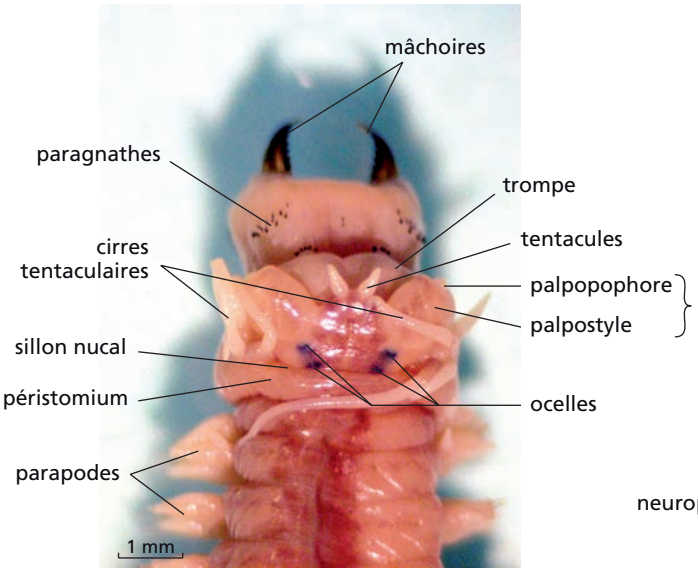


Photo 1 Tête de Nereis vue dorsale.

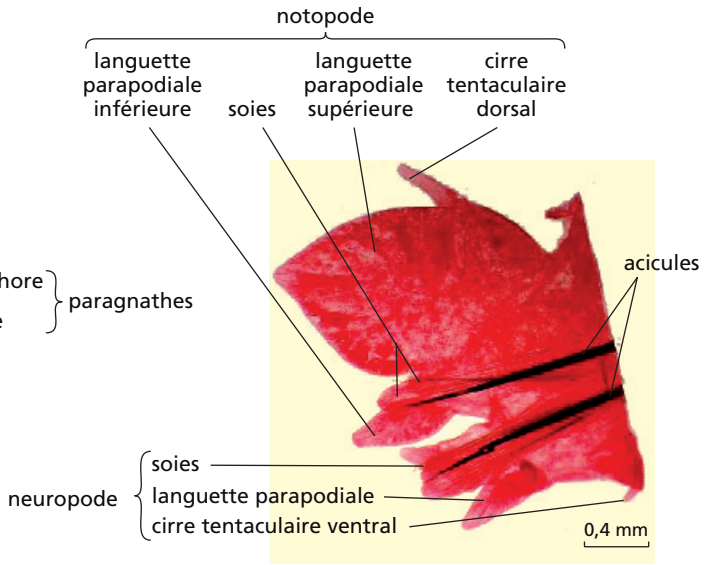


Photo 2 coupe épaisse de Nereis au niveau des parapodes coloration rouge neutre.

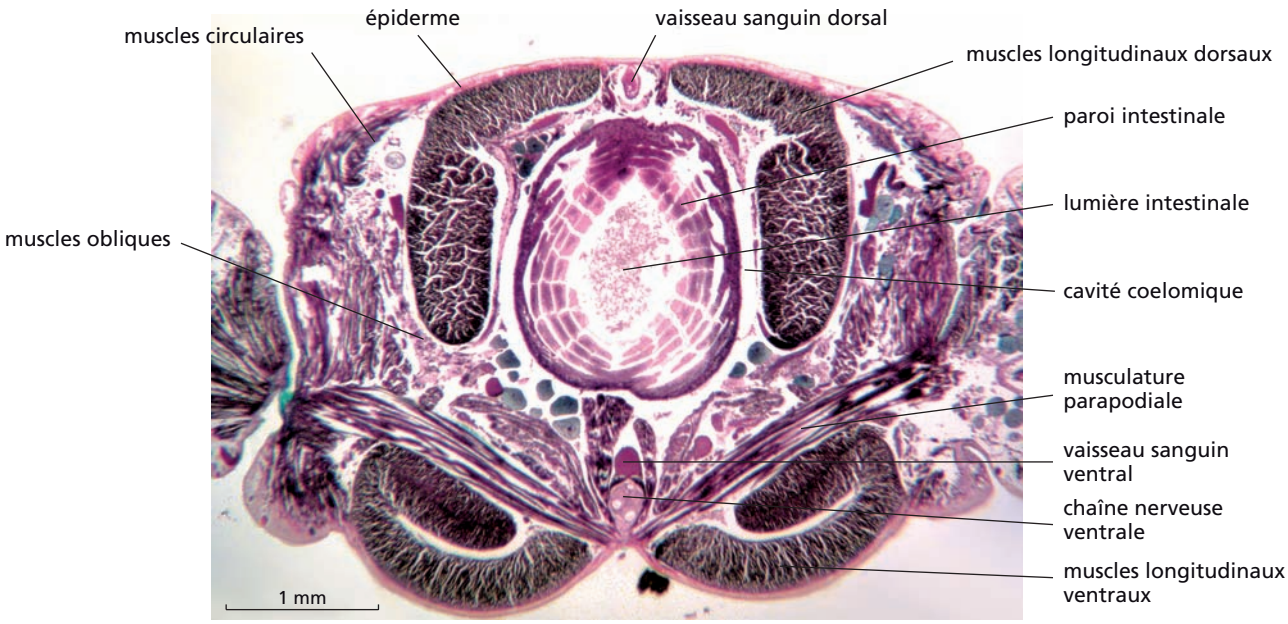


Photo 3 Coupe transversale de Nereis entre les parapodes (coupe fine).



Photo 4 Vue externe de l'Arénicole.

Détail de la partie postérieure de la région moyenne du tronc montrant les houppes branchiales et les parapodes.

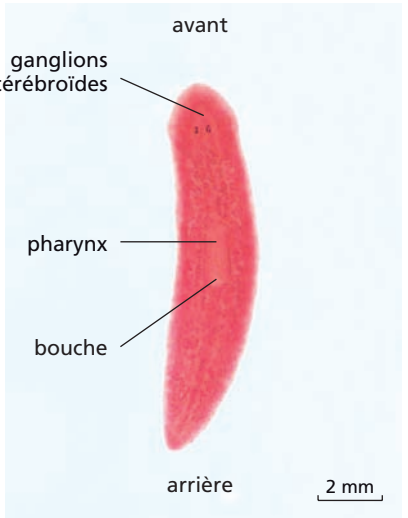


Photo 5 Planaire vue externe.

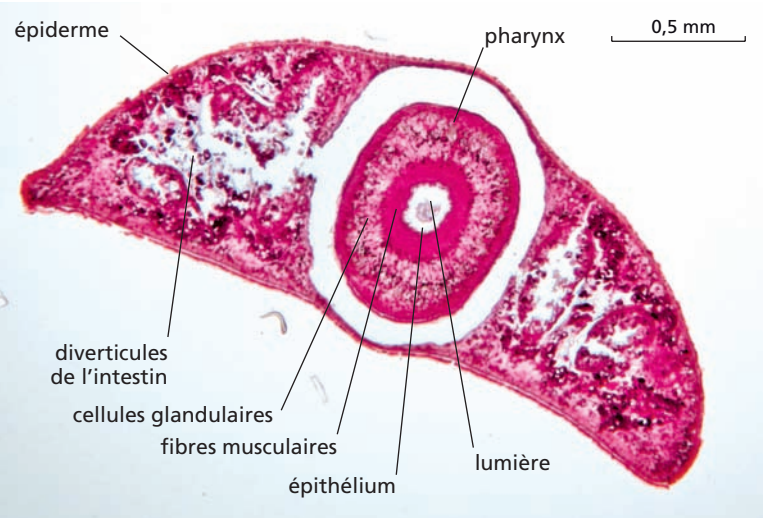


Photo 6 Coupe transversale de planaire au niveau du pharynx.

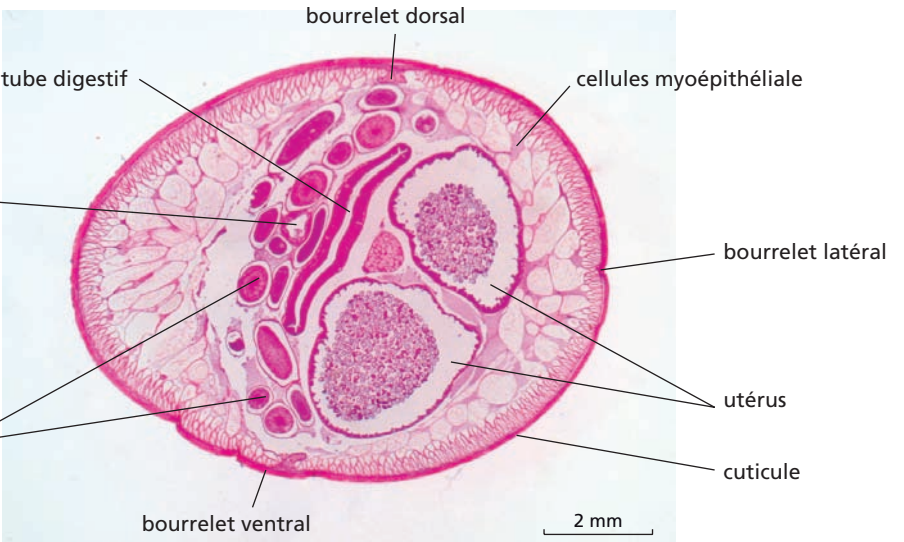


Photo 7 Coupe transversale d'ascaris femelle.



Photo 8 Détail du tégument de l'ascaris.

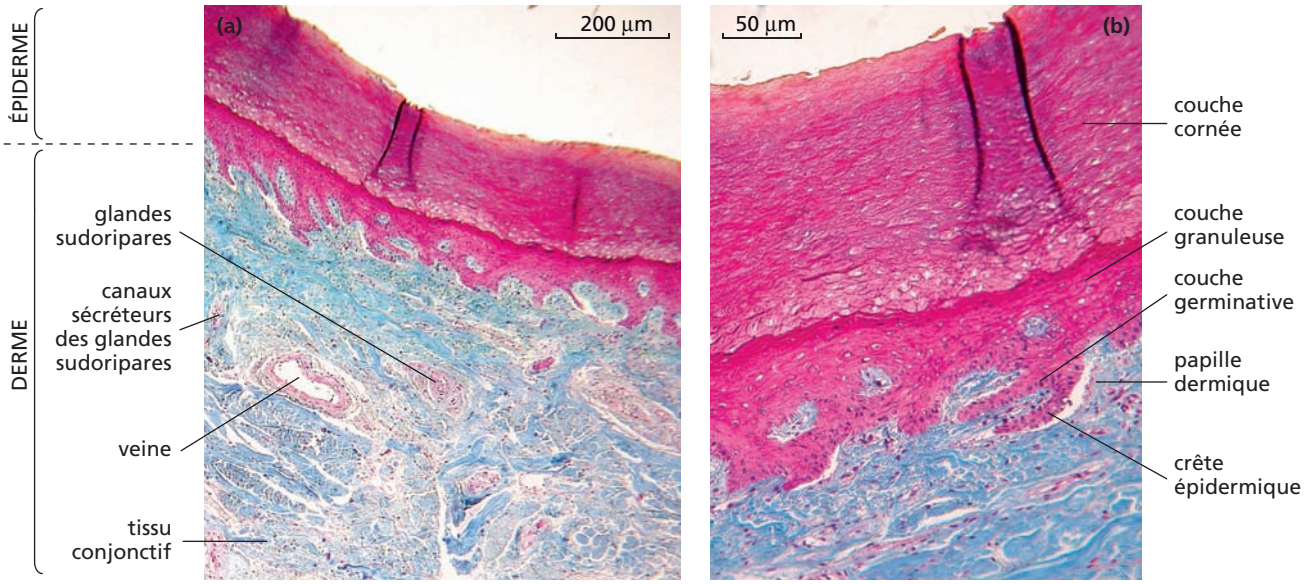


Figure TP5.1 Coupe longitudinale de peau du doigt.
(a) vue d'ensemble. **(b)** Détail de l'épiderme (MO x 100).

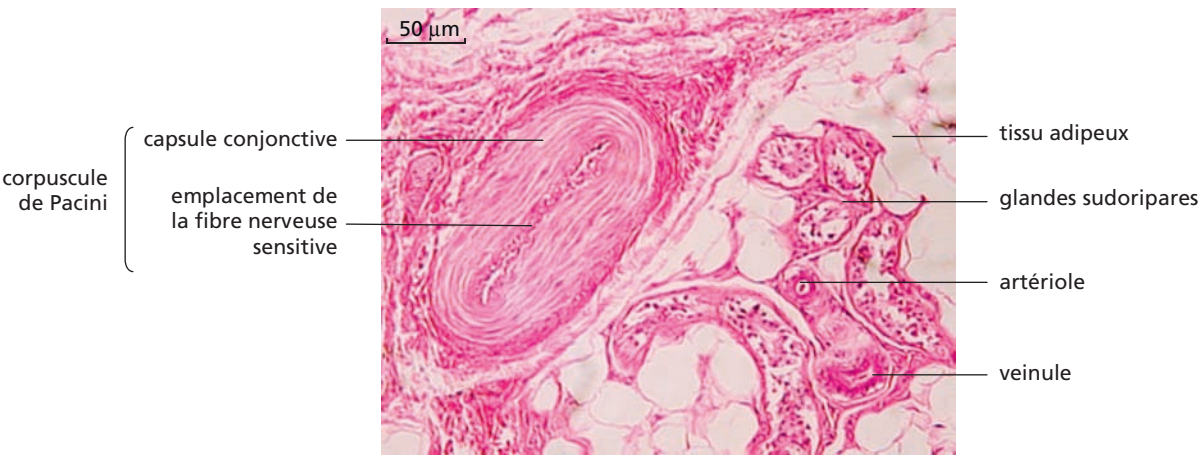


Figure TP5.2 Coupe de peau du doigt.
Détail des couches profondes (MO x 400).

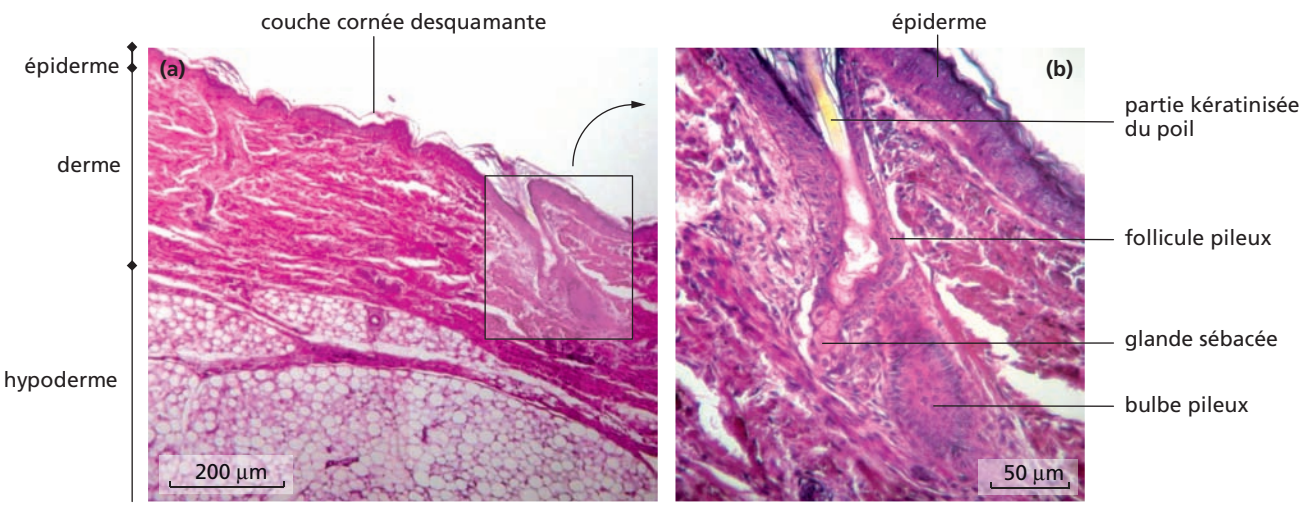


Figure TP5.4 Poil et glande sébacée.
(a) Vue d'ensemble d'une coupe longitudinale de peau humaine (MO x 100). **(b)** Détail de la base d'un poil (MO x 400)

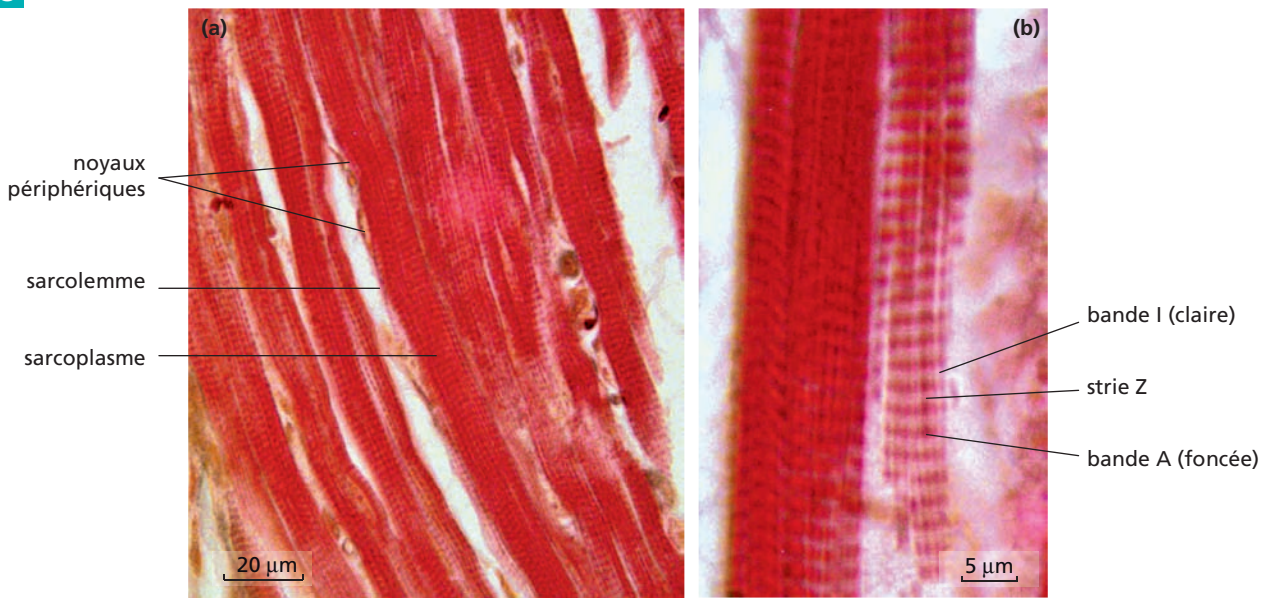
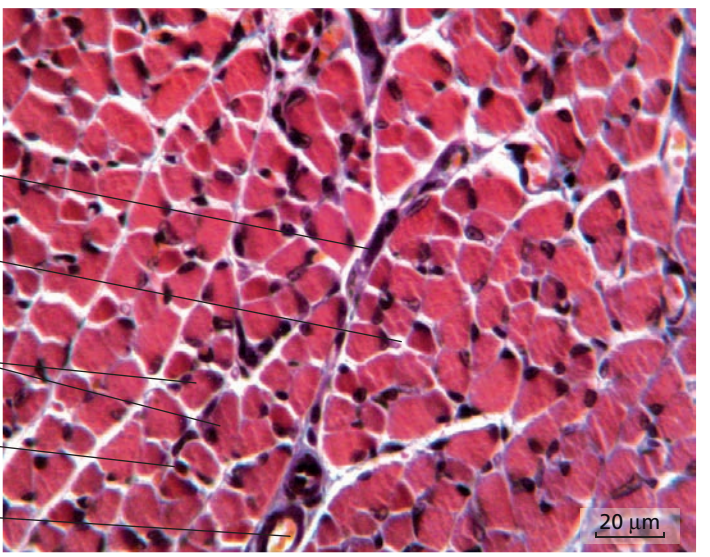


Figure TP5.5 Coupe longitudinale d'un muscle strié squelettique.
(a) Disposition des fibres (MO x 400). **(b)** Détail de la striation (MO x 1 000)

Figure TP5.6 Coupe transversale d'un muscle strié squelettique (MO x 400)



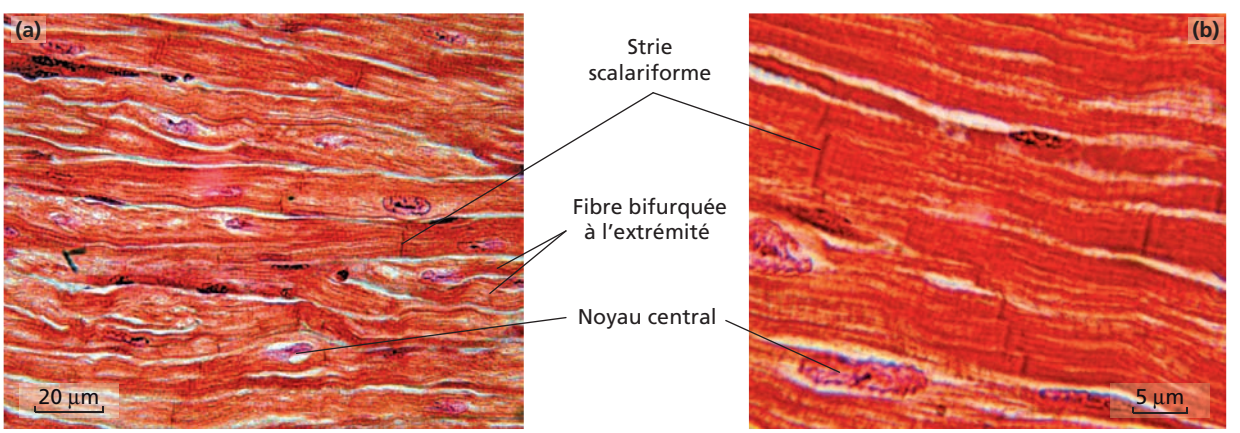


Figure TP5.22 Coupes longitudinales du myocarde.
(a) Disposition des fibres (MO x 400). (b) Détail des stries scalariformes (MO x 1000)

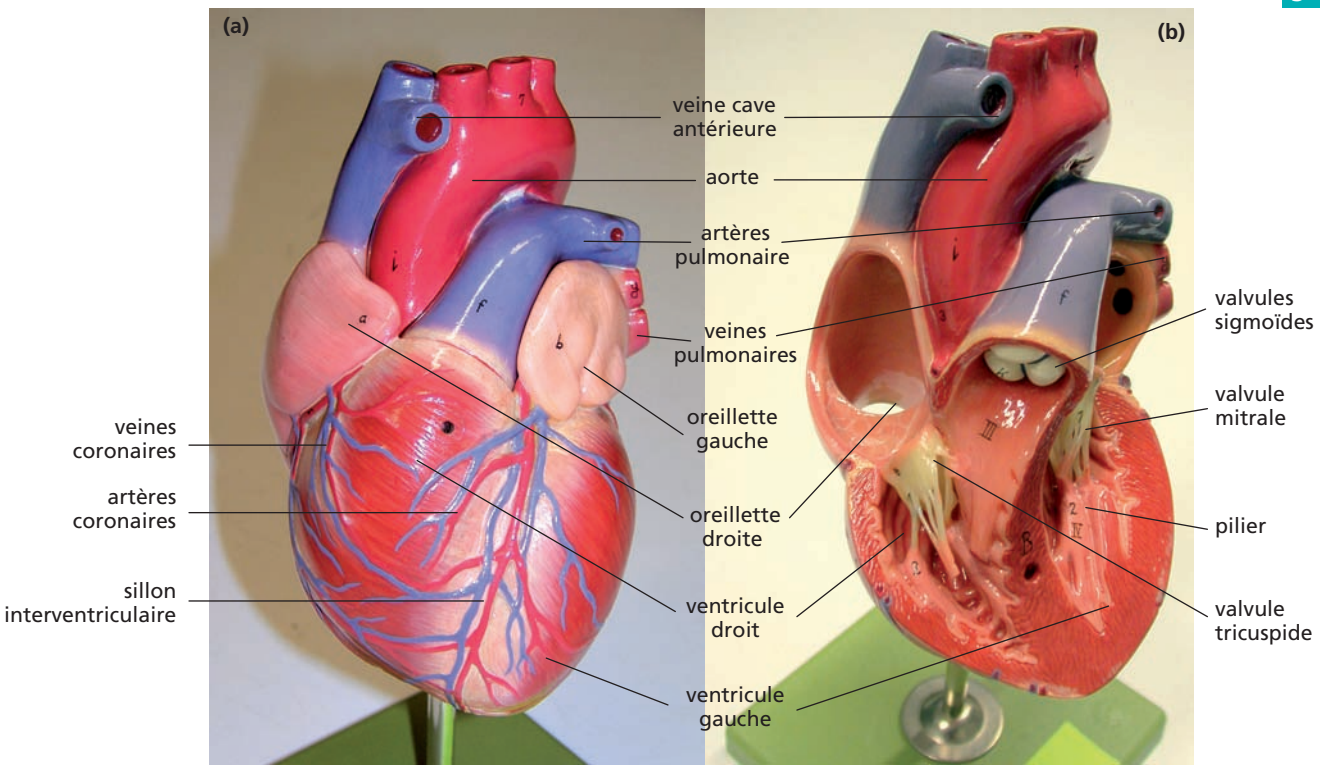


Figure 17.2 Modèle anatomique de coeur.
(a) Vue externe. **(b)** Vue après ouverture.

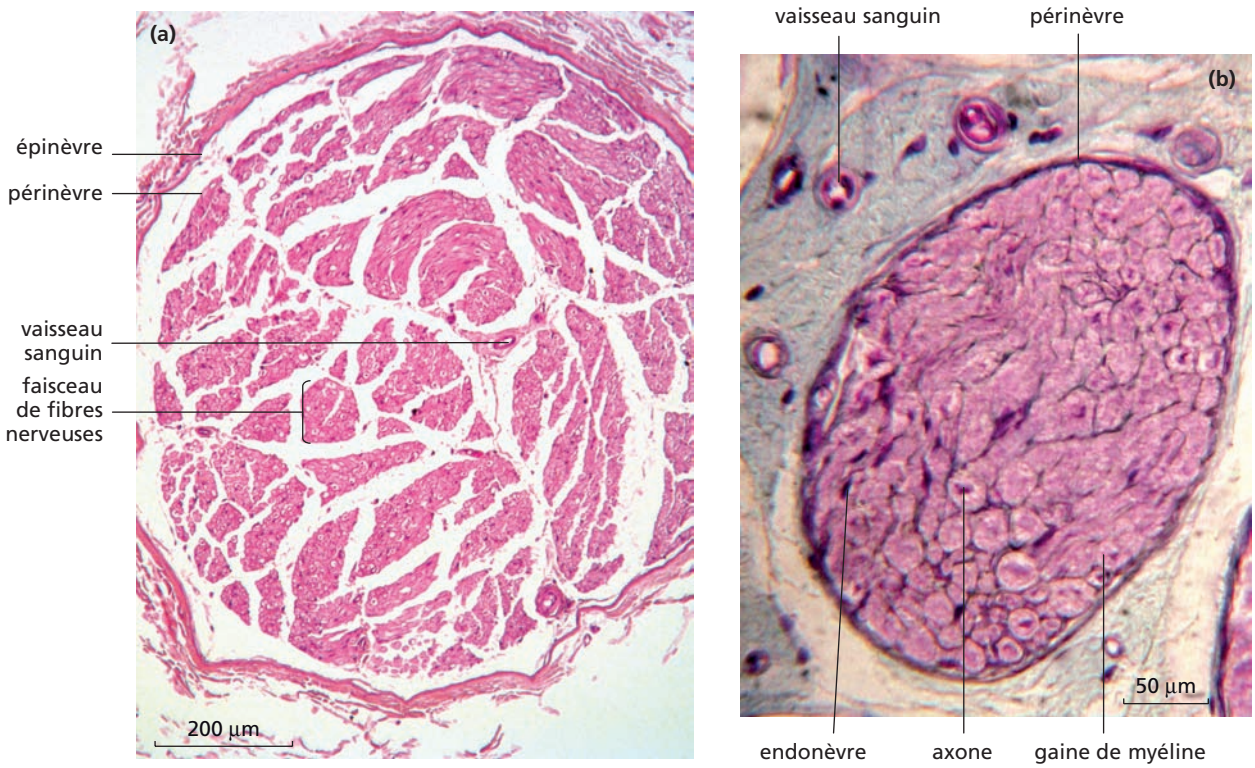


Figure TP5.8
(a) CT d'un nerf (MO x 100). **(b)** Détail d'un faisceau (MO x 400)

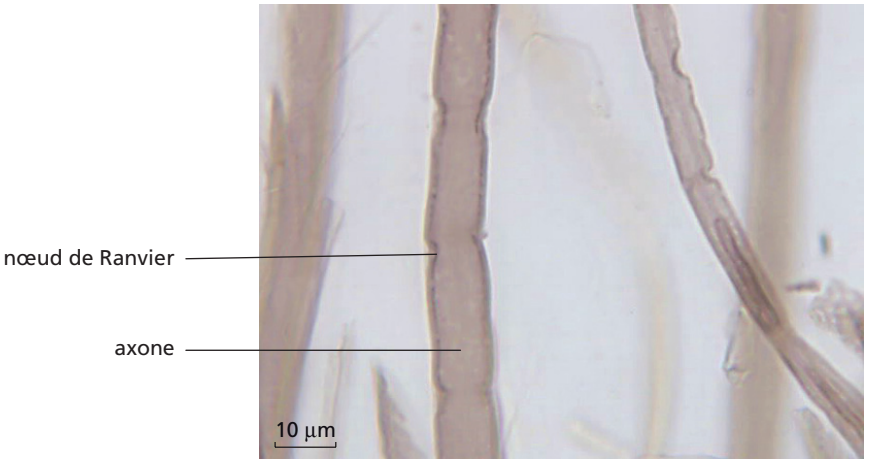


Figure TP5.10 Dilacération d'un nerf (MO x 1000).

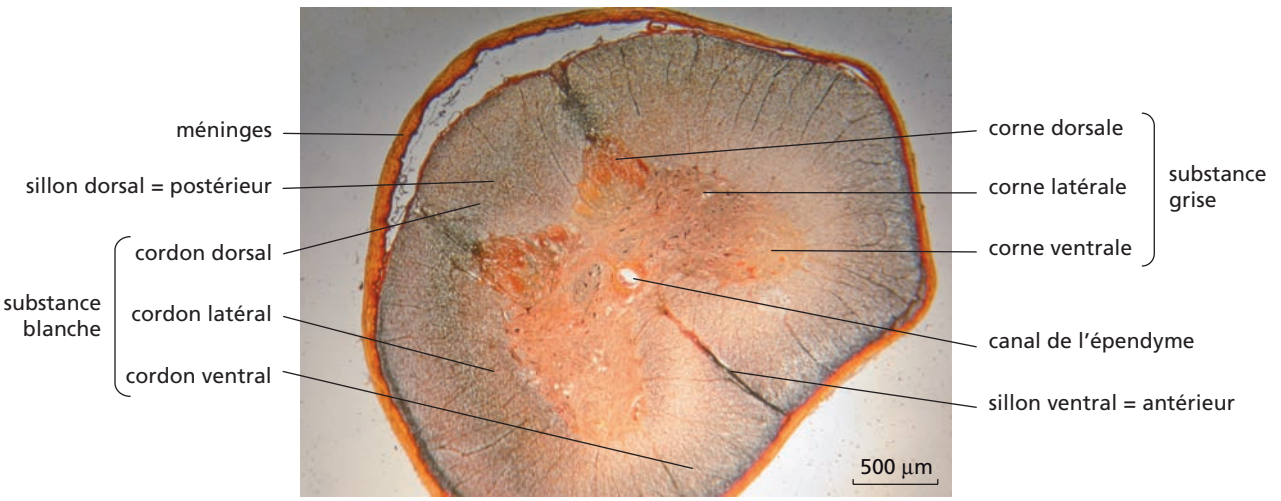


Figure TP5.12 Coupe transversale de la moelle épinière (MO x 40).

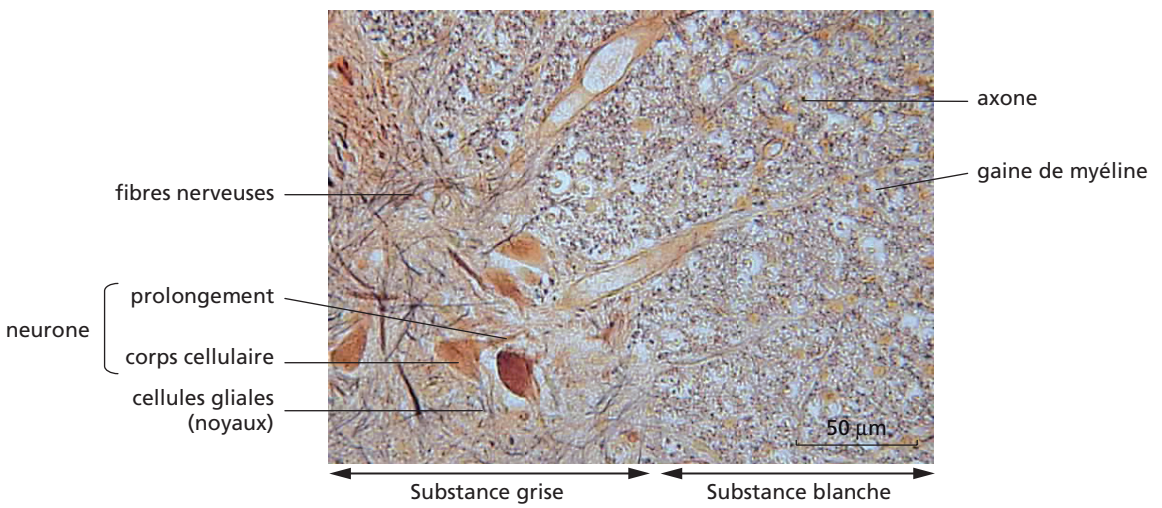


Figure TP5.13 CT de la moelle épinière :
détail de la limite entre les substances blanche et grise (MO x 400).

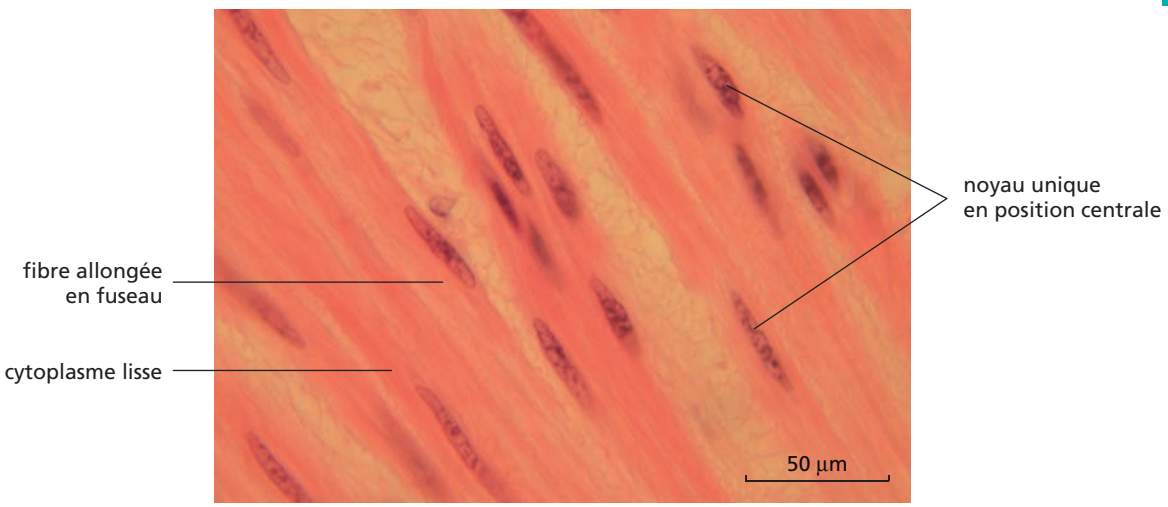


Figure TP5.15 Fibres musculaires lisses coupées longitudinalement (MO x 130).

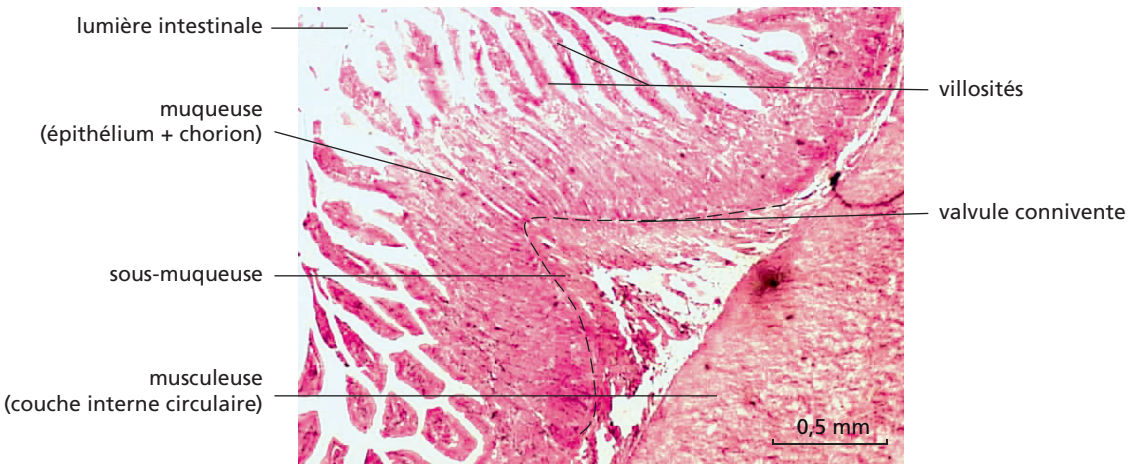


Figure TP5.17 Coupe transversale d'intestin grêle (MO x 40).

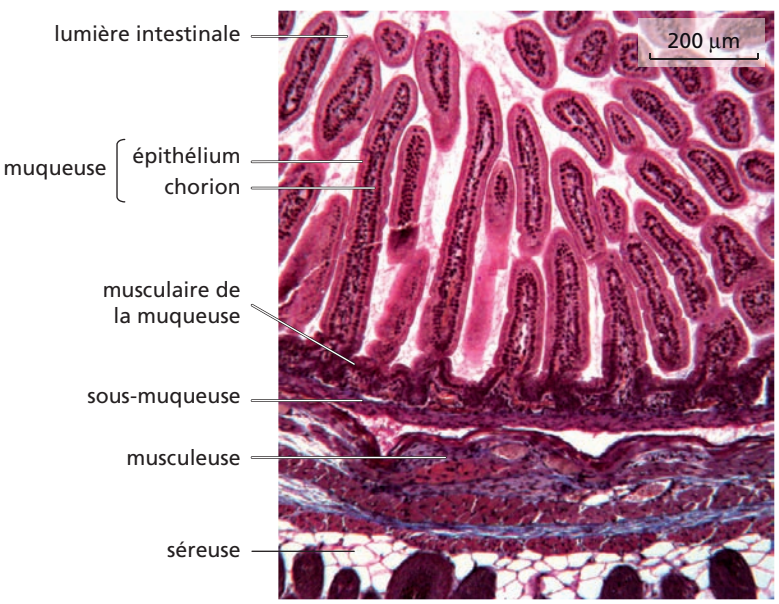


Figure TP5.18 CT d'intestin grêle de fœtus de cobaye (MO x 100).

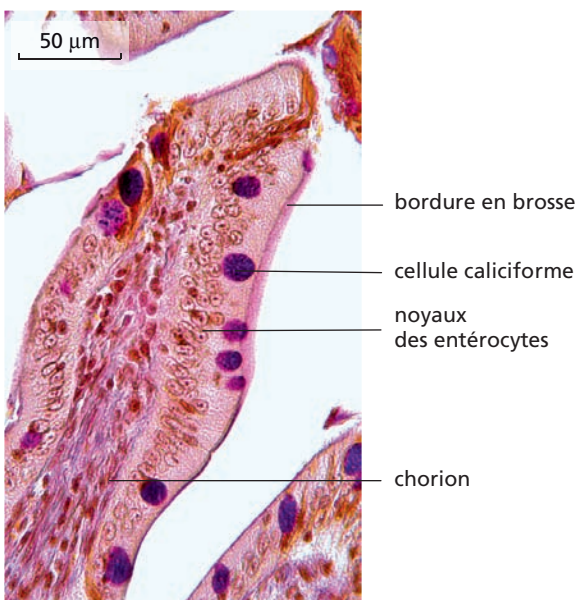


Figure TP5.19 Détail d'une villosité intestinale (MO x 400).

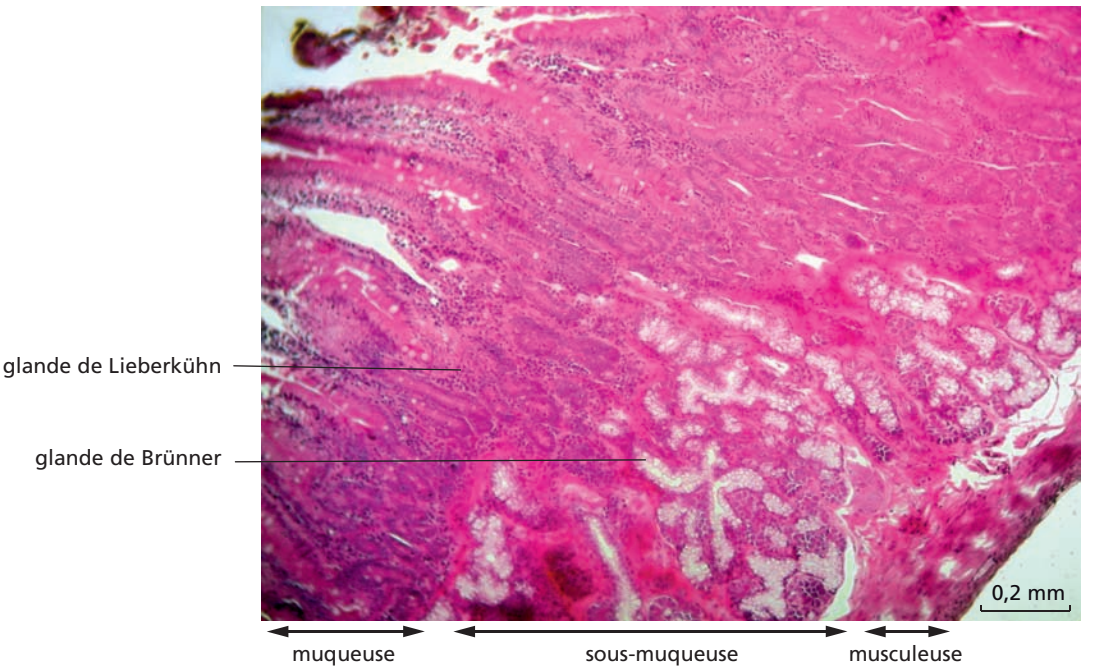


Figure TP5.20 Coupe transversale de duodenum (MO x 100)

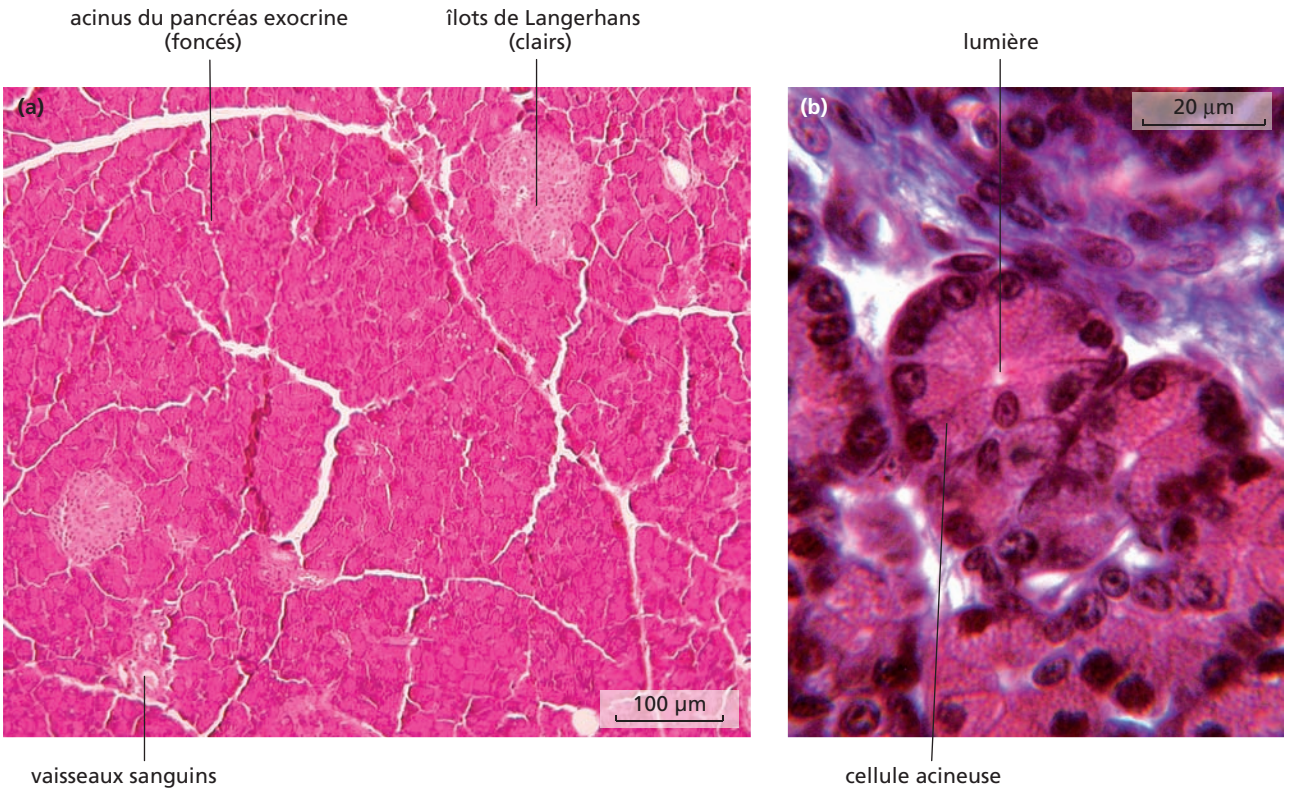


Figure TP5.21 Coupe de pancréas.
(a) Vue d'ensemble (MO x 100). **(b)** Détail des acini (MO x 1 000).

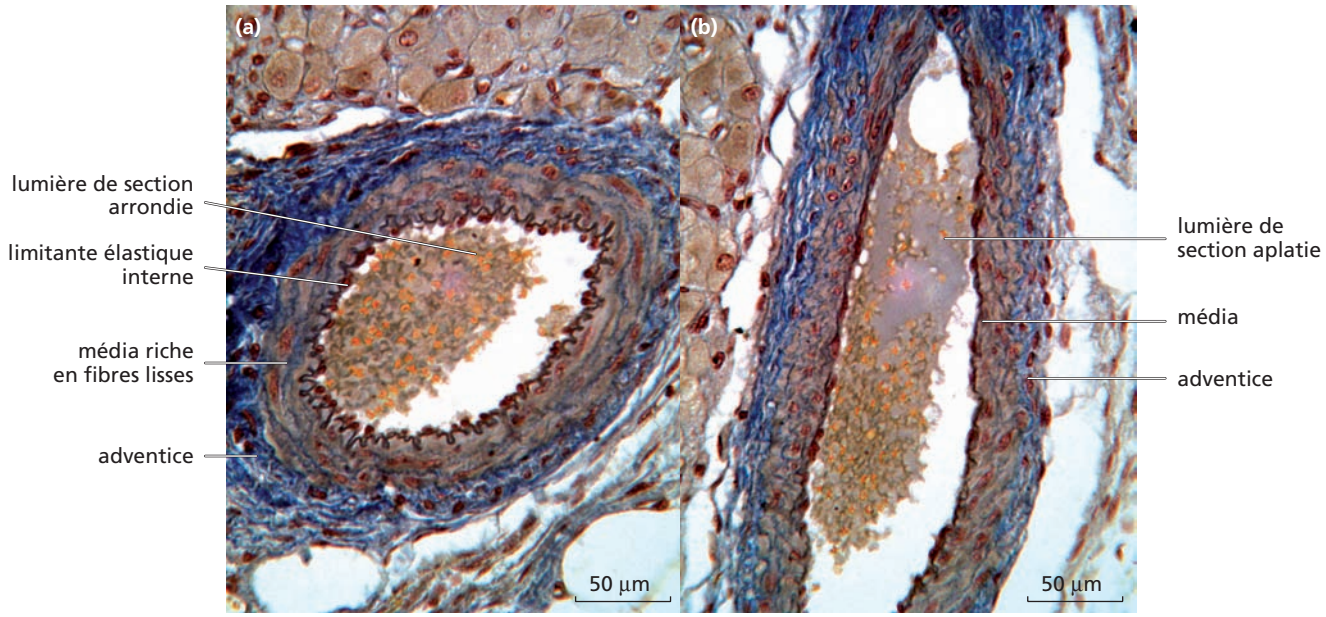


Figure TP5.24 Coupes transversales d'une artériole **(a)** et d'une veinule **(b)** (MO x 400).

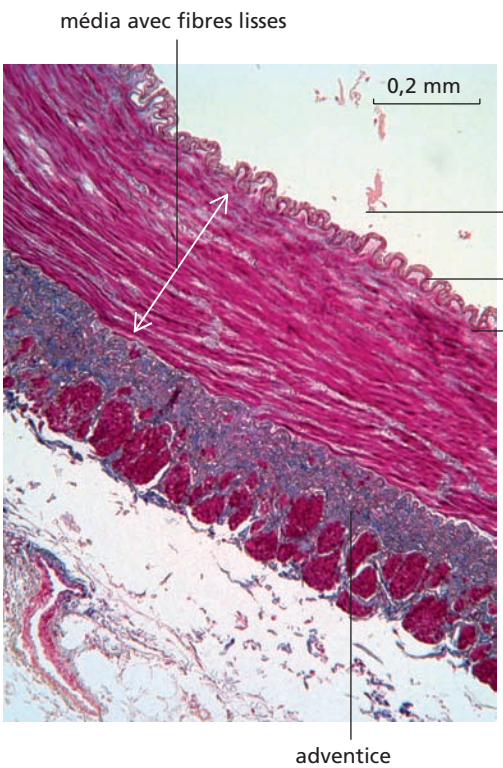


Figure TP5.26 Détail de la paroi d'une artère musculaire (MO x 100).



Figure TP5.25 Coupe transversale de l'aorte (MO x 40).

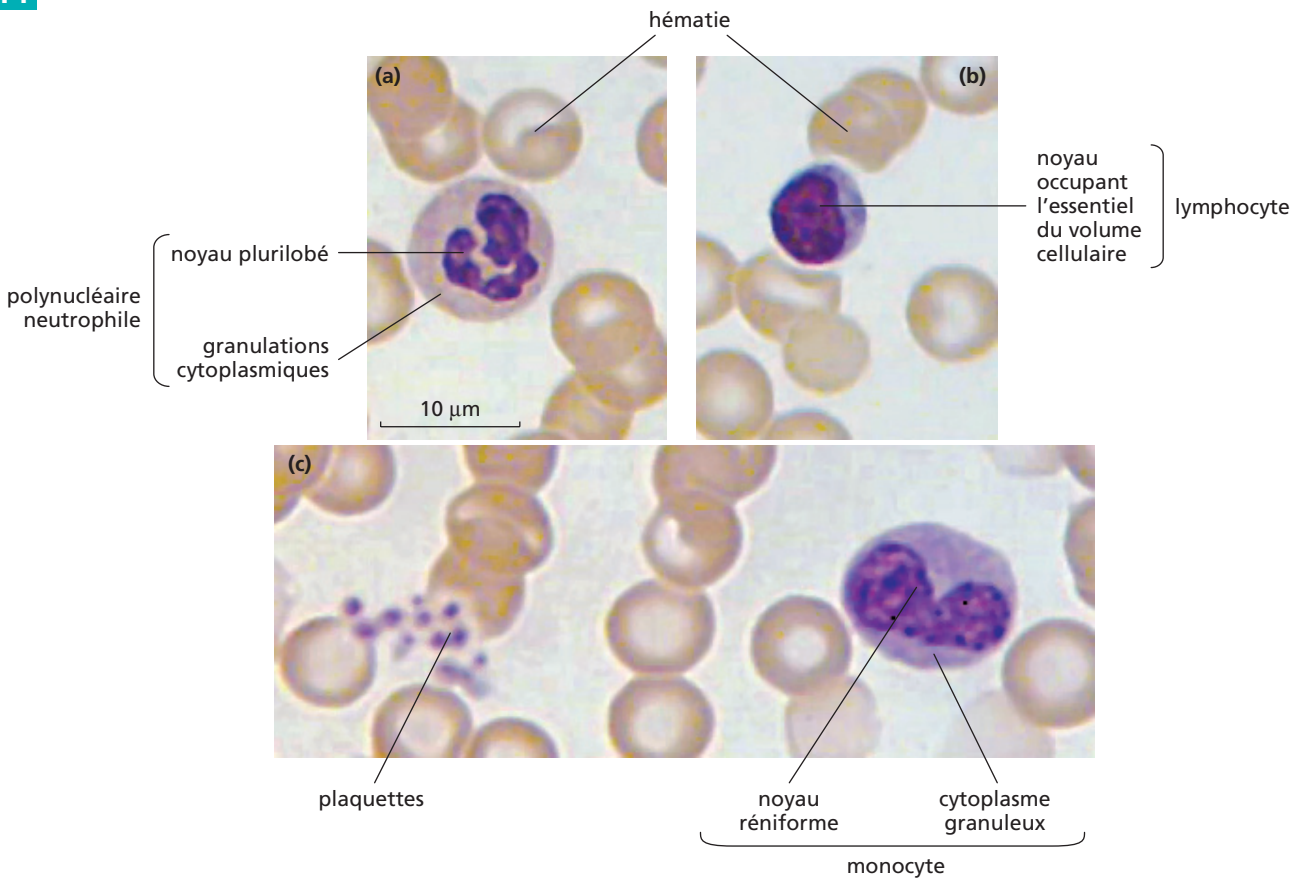


Figure TP5.28 Observation d'un frottis sanguin (MO x 1 000).
(a) neutrophile ; **(b)** lymphocyte ; **(c)** monocyte et plaquettes.

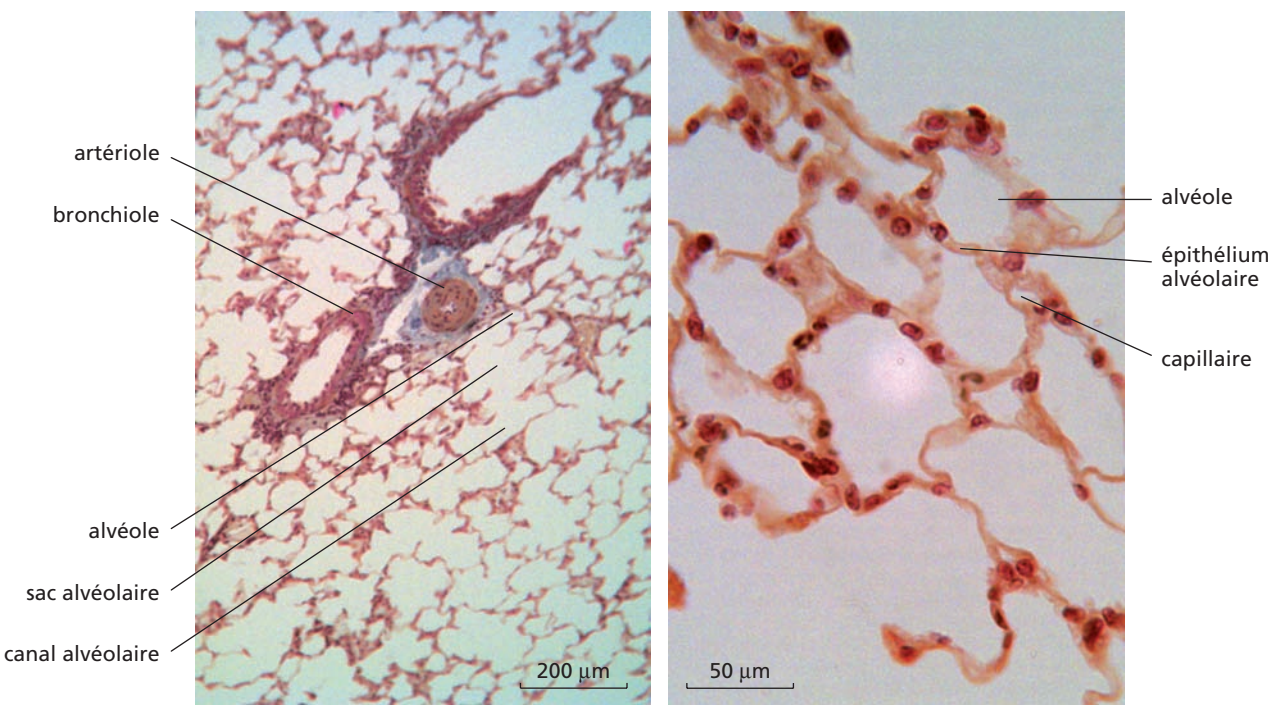


Figure TP5.30 Parenchyme pulmonaire (MO x 100).

Figure TP5.31 Détail de la paroi alvéolaire (MO x 400).

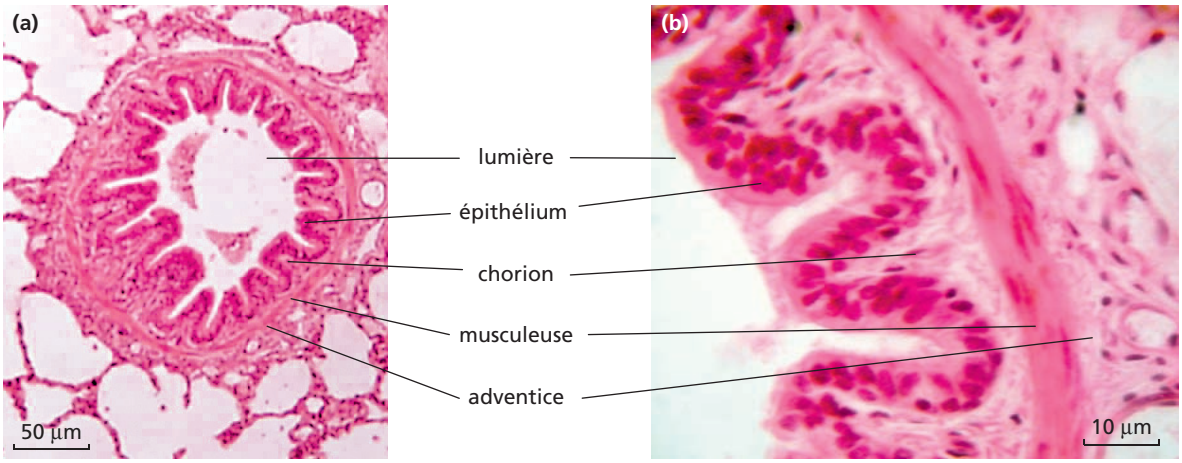


Figure TP5.33 Coupe transversale d'une bronchiole.
(a) vue d'ensemble (MO x 100). **(b)** détail de la paroi (MO x 600).

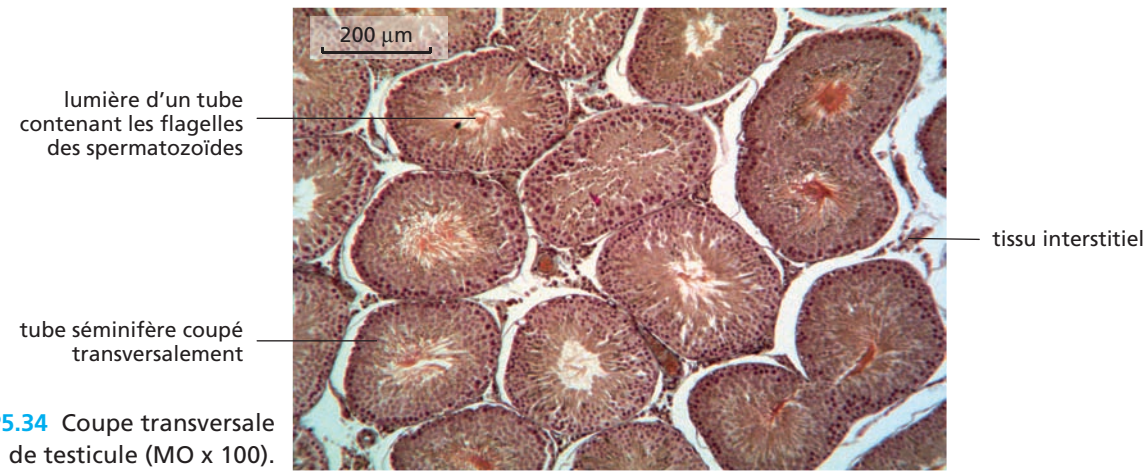


Figure TP5.34 Coupe transversale de testicule (MO x 100).

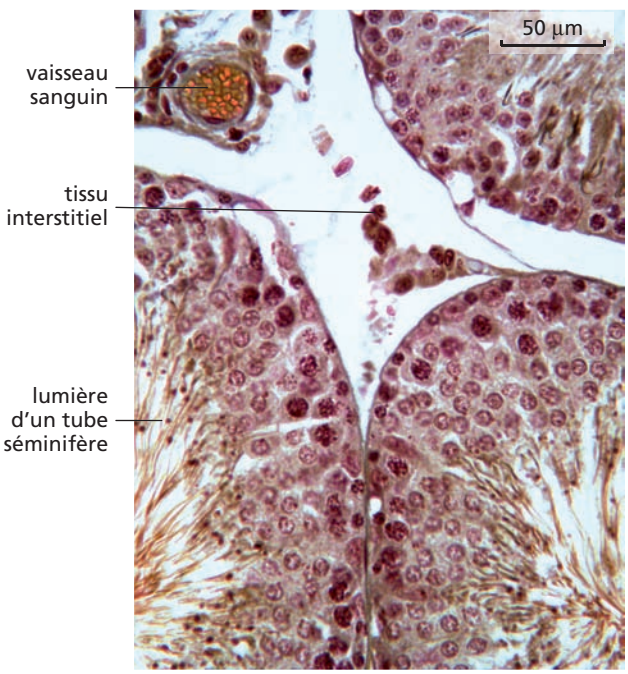


Figure TP5.35 Tubes séminifères et tissu interstitiel (MO x 400).

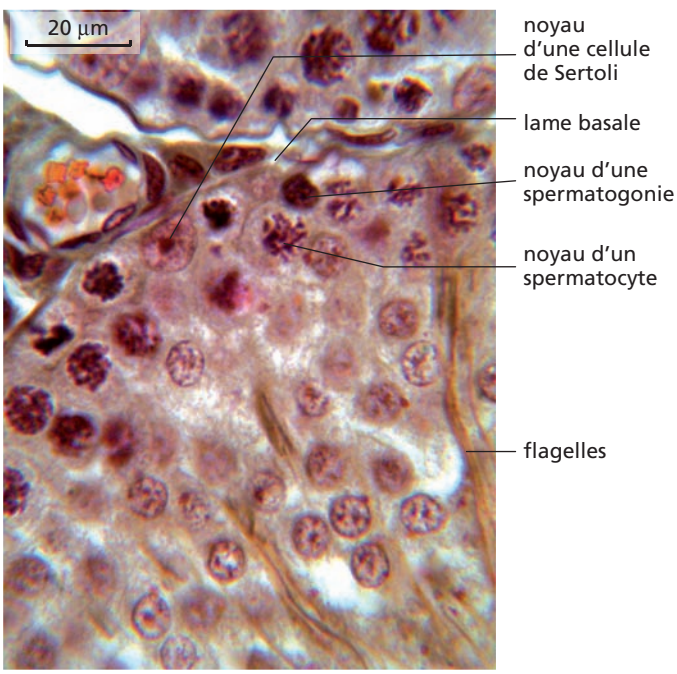


Figure TP5.36 Détail de l'épithélium séminifère (MO x 1 000).



Figure TP5.37 Vue d'ensemble d'une coupe transversale d'un ovaire (MO x 40).

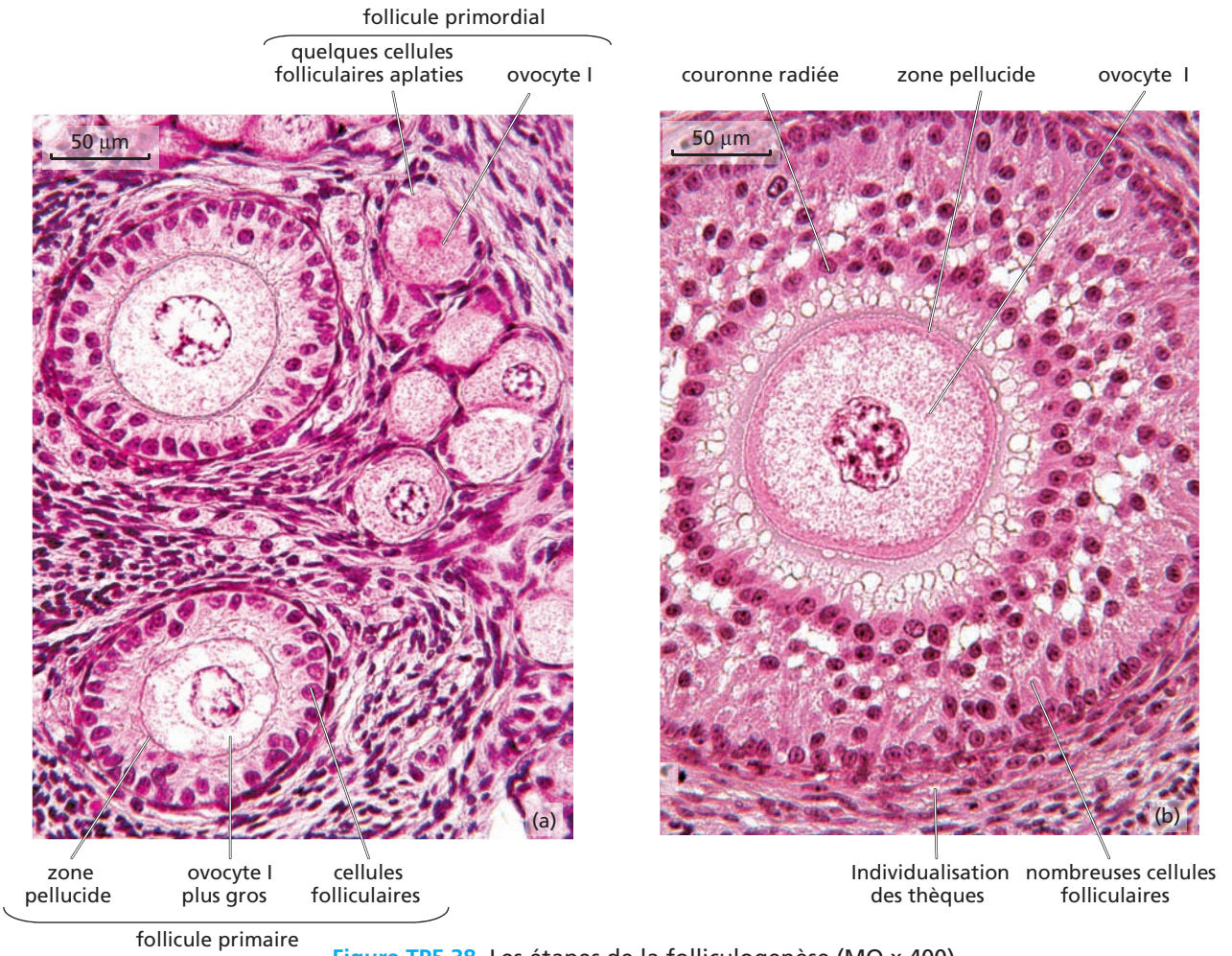


Figure TP5.38 Les étapes de la folliculogenèse (MO x 400).
(a) Follicules primordiaux et primaires dans la zone corticale **(b)** Follicule secondaire.

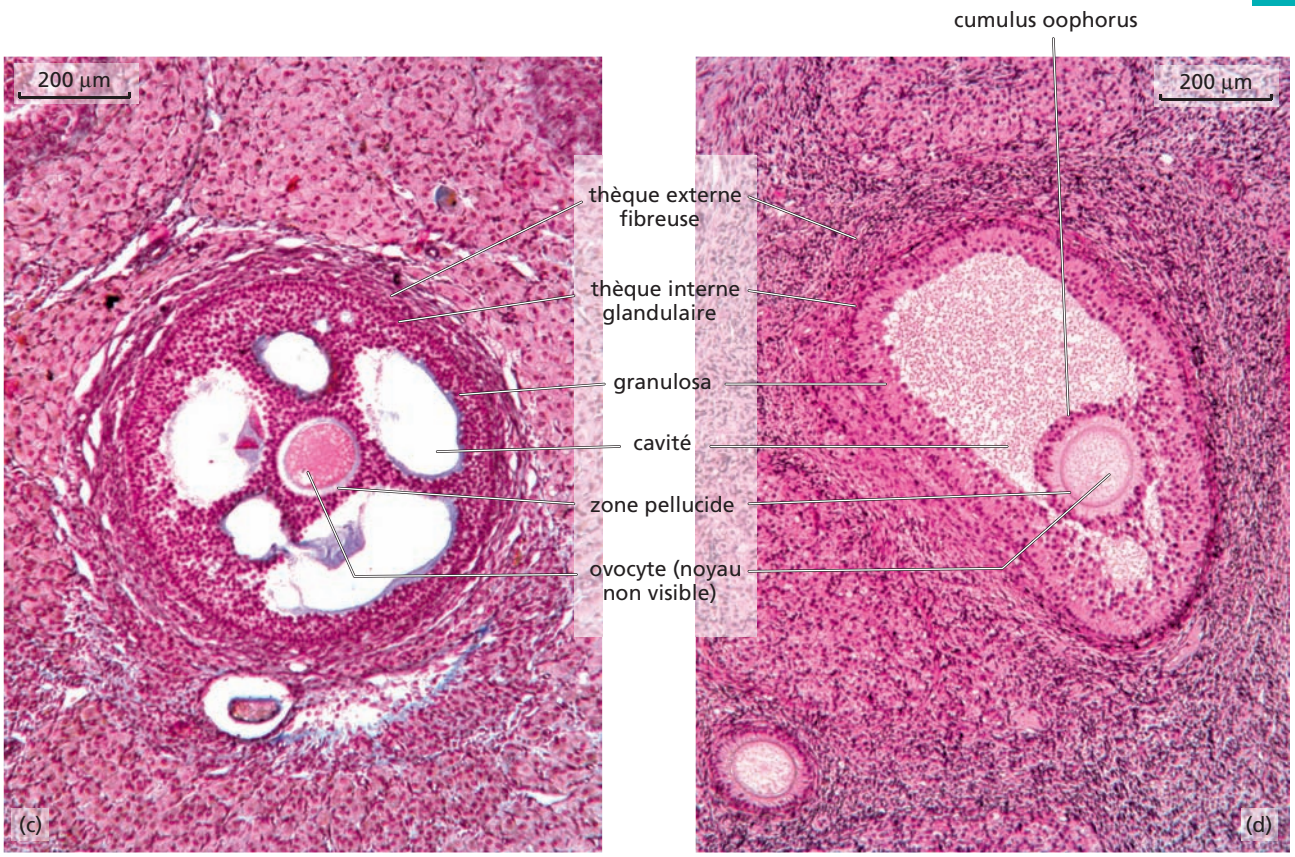


Figure TP5.38 Les étapes de la folliculogenèse (MO x 100).
(c) follicule tertiaire ; **(d)** follicule mûr.



Figure TP5.39 Coupe d'ovaire en phase lutéale (MO x 4).



Photo 1 Thalle de Fucus (en sombre sur le galet) avec des réceptacles (en vert) renflés aux extrémités.
Voir schéma du thalle figure TP6.3



Photo 2 Conceptacle femelle (x 100).

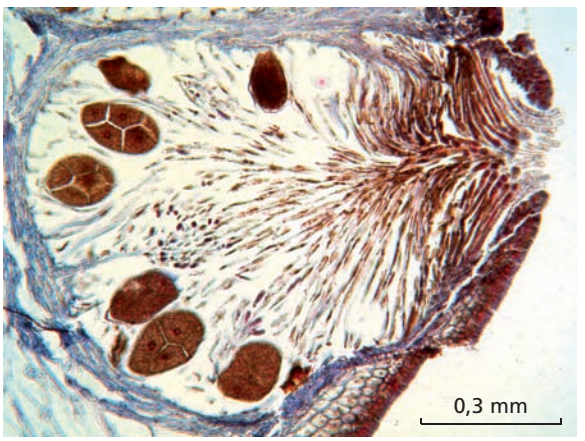


Photo 3 Conceptacle de Fucus hermaphrodite.
On observe les oogones (en marron) avec les oosphères à l'intérieur, des gamétocystes mâles sont visibles au centre (points sombres). De nombreuses paraphyses encadrent l'ouverture du conceptacle (x 100).

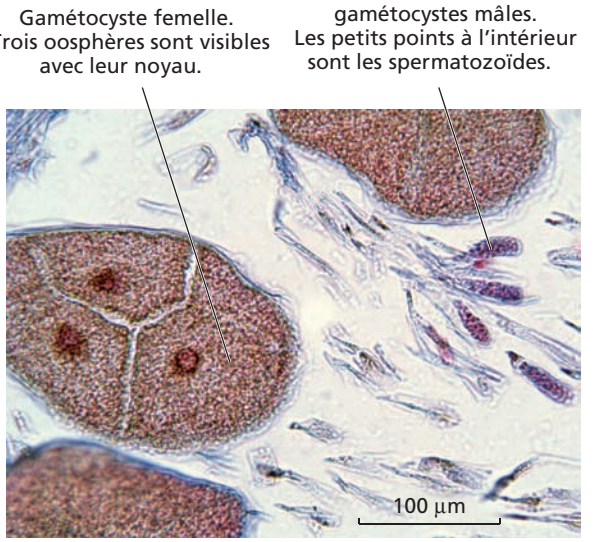


Photo 4 Gamétocystes mâles et femelles de Fucus hermaphrodite (x 400).

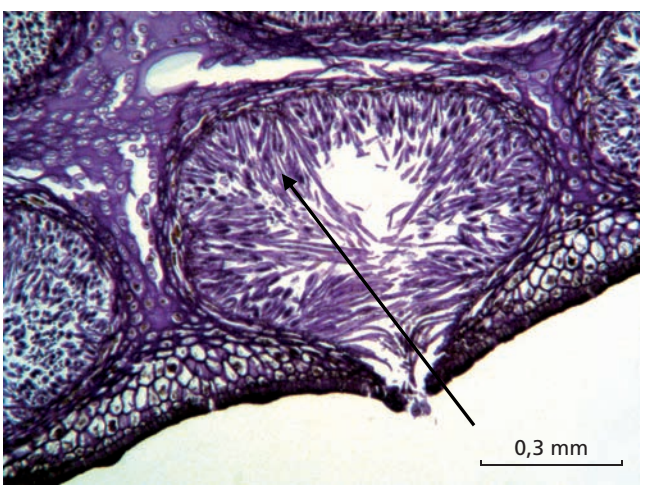


Photo 5 Conceptacle mâle (x 100).
Au milieu des paraphyses, les points noirs (flèche) correspondent aux gamétocystes mâles.

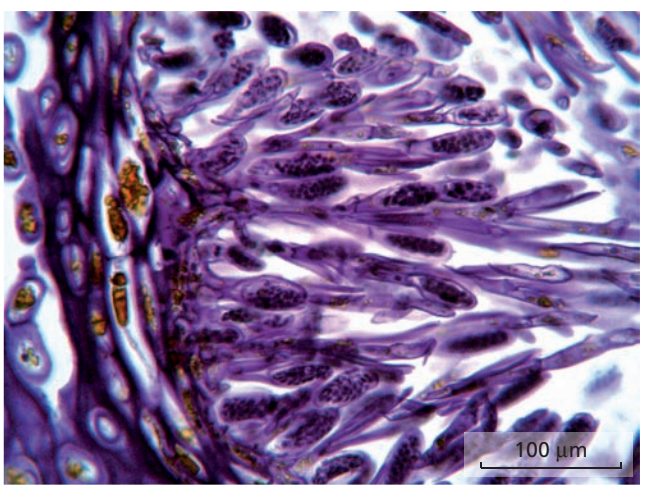


Photo 6 Conceptacle mâle, détail (x 400).
Le contenu des gamétocystes (en noir) correspond aux spermatozoïdes en différenciation.



Photo 1 Rhizopus.
Mycélium non cloisonné (siphon) et mitosporocyste (x 60).

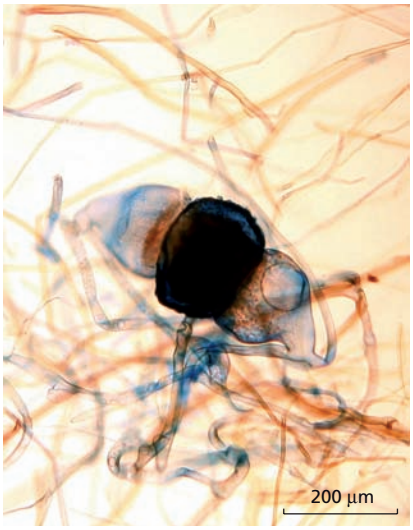


Photo 2 Rhizopus.
Gamétocystes et cystogamie (x 100) ; le coenozygote placé entre les deux mycéliums est bien identifiable.



Photo 3 Basidiomycètes.
Mycélium cloisonné ou hyphe (x 1 000).
cl : cloison.

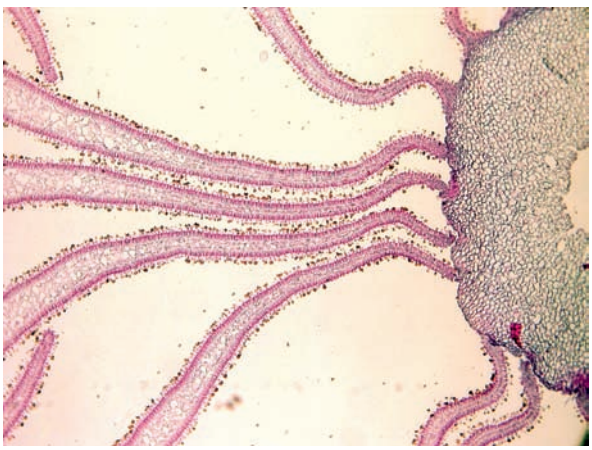


Photo 4 Basidiomycètes.
Coupe de carpophore de coprin au niveau du chapeau (x 40) ; les lamelles hyméniales sont rayonnantes autour du pied partiellement visible.



Photo 5 Basidiomycètes.
Lamelles hyméniales avec basides et basidiospores (coprin, x 200).

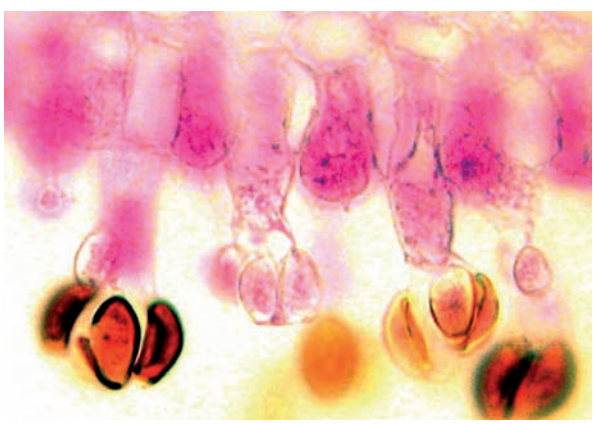


Photo 6 Basidiomycètes (coprin).
Les basides (méiosporocystes) forment et portent les basidiospores (méiospores) (x 1 000).

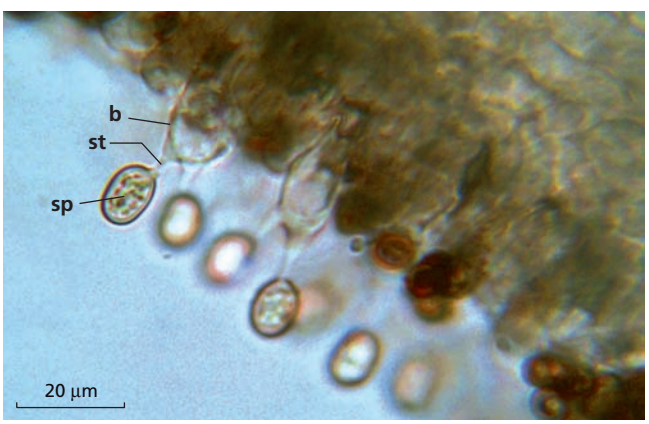


Photo 7 Basidiomycètes : *Psalliota bispora* (x 1 000).
Chez cette espèce, les basides ne forment et ne portent que deux basidiospores binucléées.
b : baside ; **sp :** basidiospore ; **st :** stérigmate.

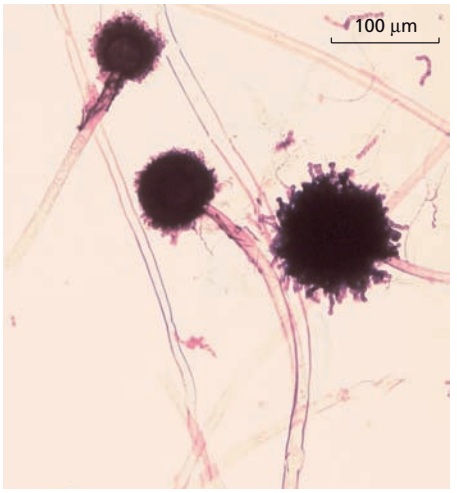


Photo 1 Ascomycètes.
Mitosporocystes d'*Aspergillus* (x 60).

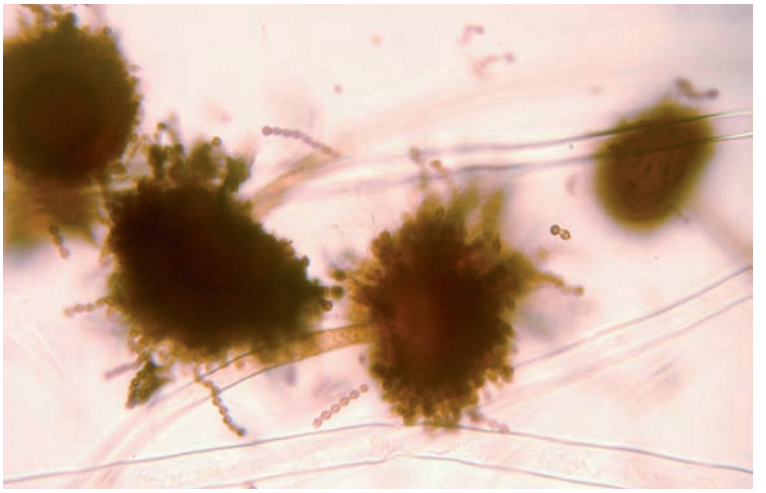


Photo 2 Ascomycètes.
Mitosporocystes et mitospores d'*Aspergillus* (x 100).

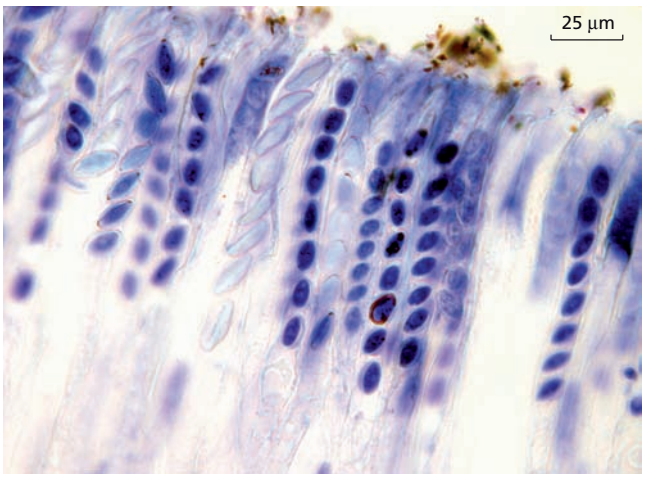


Photo 3 Ascomycètes.
Hyménium et asques d'une apothécie de pézize (x 40).

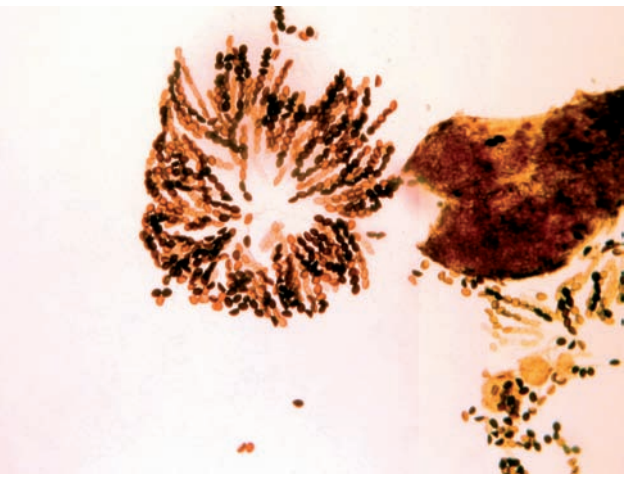


Photo 4 Ascomycètes (*Sordaria*, x 400).
Périthèce et asques dans lesquels les ascospores sont rangées selon l'ordre des divisions (méiose et mitose post-méiotique).



Photo 5 *Sordaria*
(x 1 000).
Asque préréduit issu du croisement de 2 souches, une souche à spores claires et une souche à spores brunes.



Photo 6 *Sordaria*
(x 1 000).
Asques préréduits et asques postréduits issus du même croisement que figure 5.



Photo 7 Morille élevée (ascomycètes, *Morchella elata*).
Ses fructifications dressées évoquent un carpophore de basidiomycète ; l'hyménium revêt la surface irrégulièrement alvéolée du sommet.



Photo 1 Touffe de Polytric.

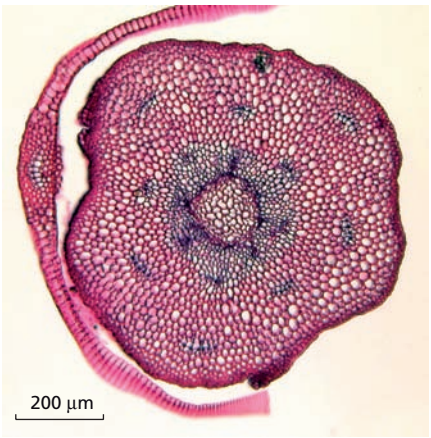


Photo 2 Tige (C.T., x 15).

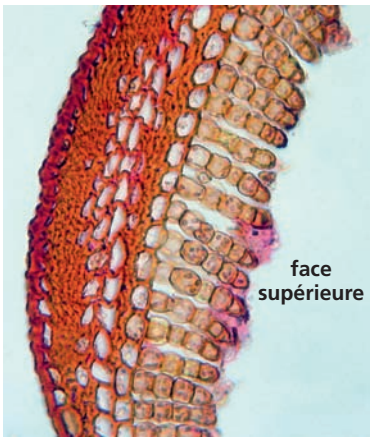


Photo 3 Feuille (C.T. au niveau médian du limbe, x 50).

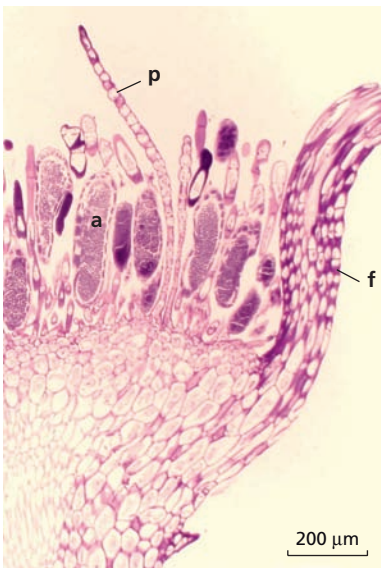


Photo 4 Corbeille à anthéridies (en coupe longitudinales).

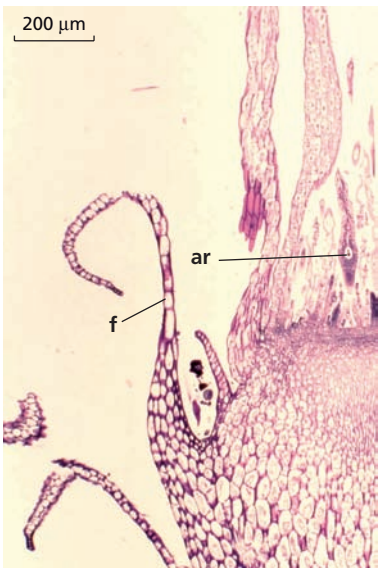


Photo 5 Corbeille à archégones (en coupe longitudinale).

a : anthéridie ; **f :** feuille ; **p :** paraphyse ; **ar :** archégone.

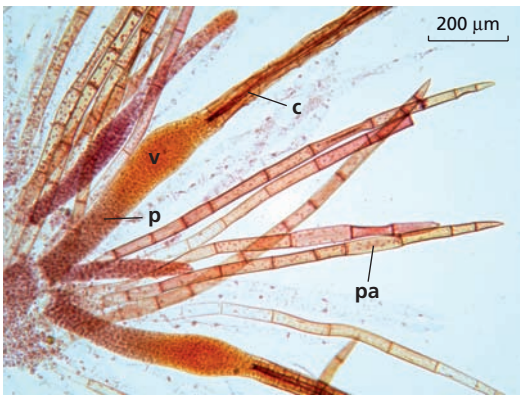


Photo 6 Bouquet d'archégones (x 100).
c : col ; **p :** pied ; **pa :** paraphyse ; **v :** ventre.

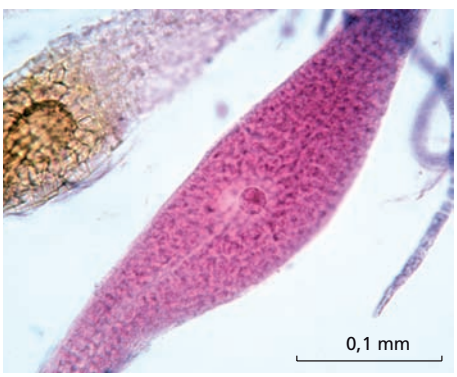


Photo 7 Oosphère (détail, x 400).

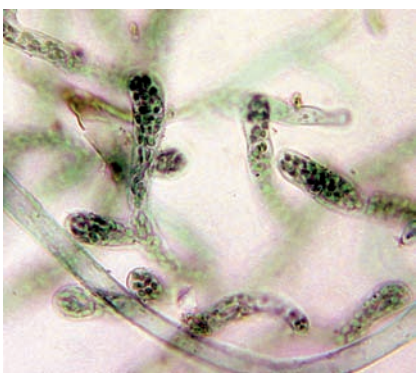


Photo 8 Protonéma (x 100).

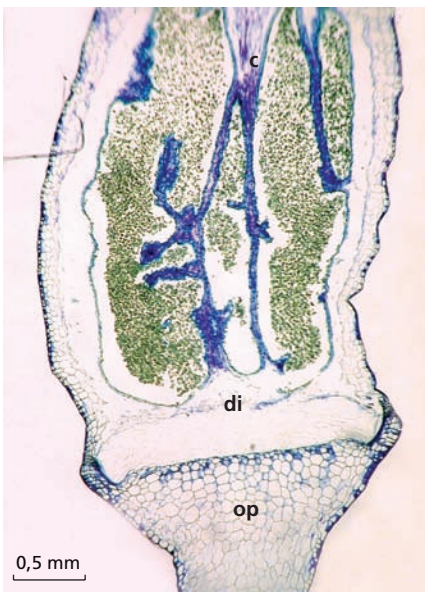


Photo 9 Capsule de sporogone à maturité (C.L., x 100).
c : columelle ; **di :** diaphragme ; **op :** opercule.

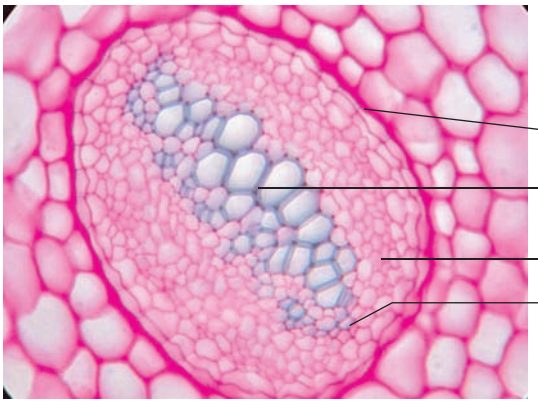


Photo 1 Coupe tranversale de cordon vasculaire (x 400).

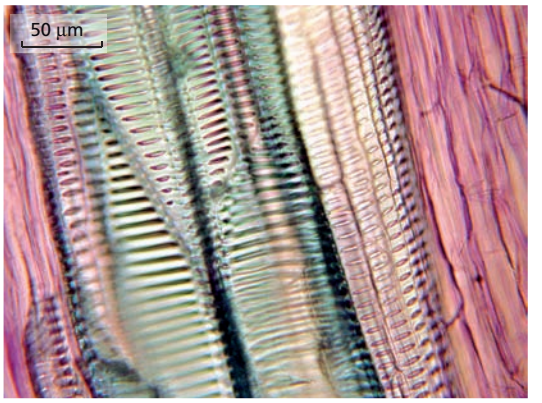


Photo 2 Trachéides scalariformes (x 1000).

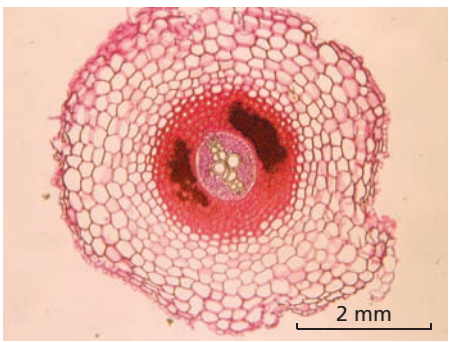


Photo 3 Coupe transversale de racine de Polypode (x 100). L'unique cordon vasculaire est observable au centre de la racine, le parenchyme cortical en périphérie.

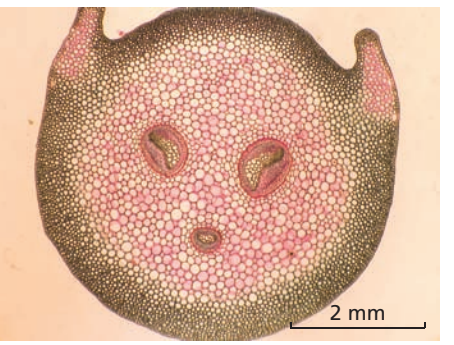


Photo 4 Coupe transversale de pétiole de Polypode (x 40). On observe bien la symétrie bilatérale soulignée par les trois cordons vasculaires.



Photo 5 Indusies de fougère mâle en face inférieure du limbe (à l'œil nu).

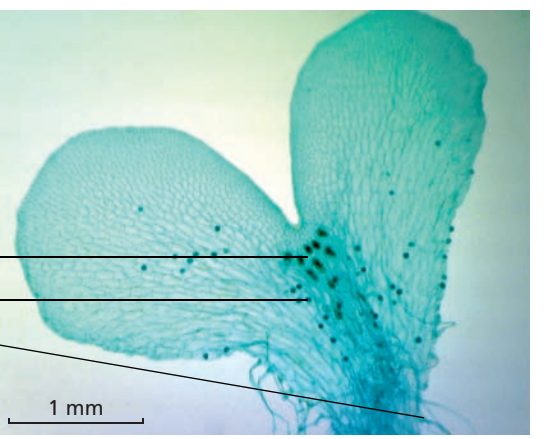


Photo 6 Prothalle de polypode (x 25).

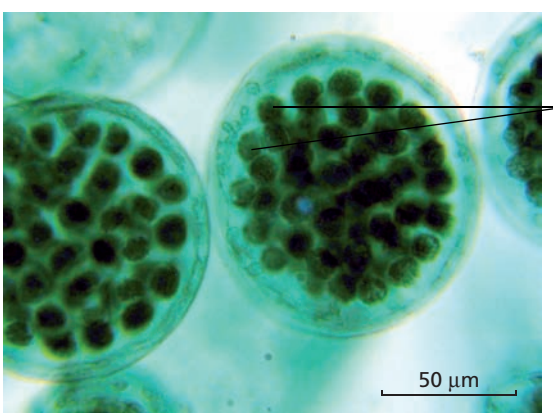


Photo 7 Anthéridies de polypode (x 400).

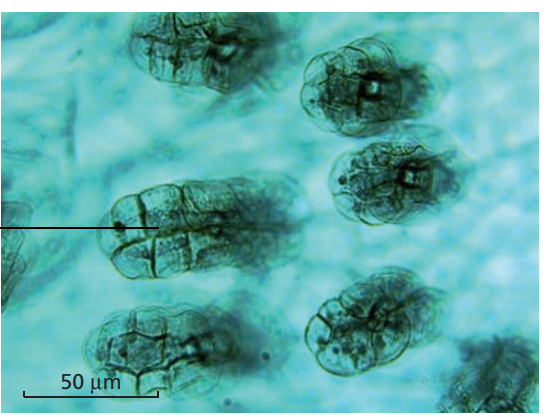


Photo 8 Archégones de polypode (x 400).





Photos 1 et 2 Polypode *(Polypodium vulgare)*



Photo 3 Scolopendre *(Phyllitis scolopendrium)*



Photo 4 Fougère mâle *(Dryopteris filix-mas)*



Photo 5 Rue des murailles *(Asplenium ruta-muraria)*



Photo 6 Capillaire des murailles *(Asplenium trichomanes)*



Photo 7 Cetarach *(Cetarach officinale)*

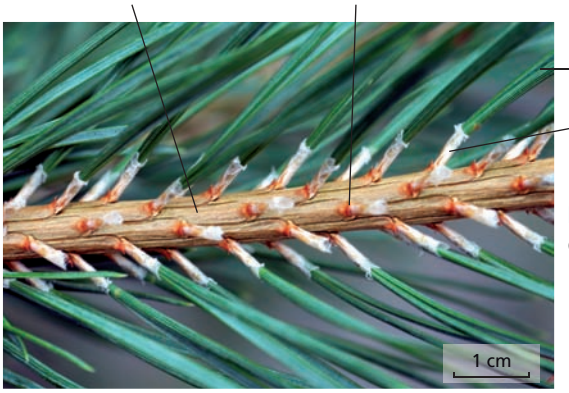


Photo 1 Rameau de pin sylvestre.

pa : ponctuation aréolée
r : cellule d'un rayon
t : trachéide

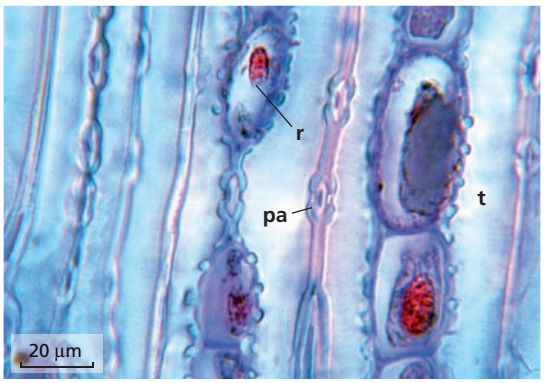


Photo 2 Trachéides aréolées (C.L., x 1 000).

bi : bois initial
bf : bois final
c : limite d'un cerne

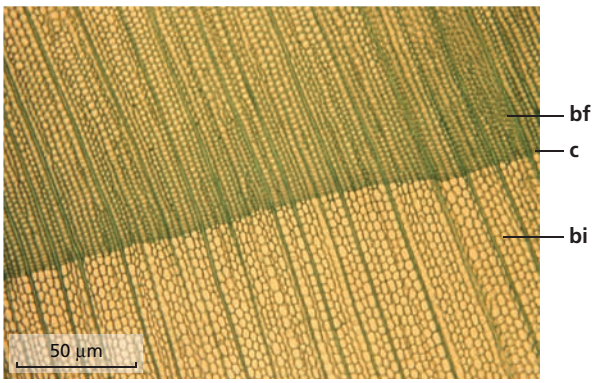


Photo 3 Bois de Pin (C.T., x 400).

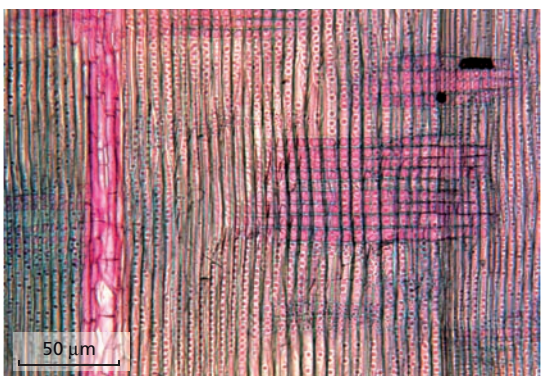


Photo 4 Bois de Pin (C.L. radiale, x 400).
On observe un rayon coupé longitudinalement.

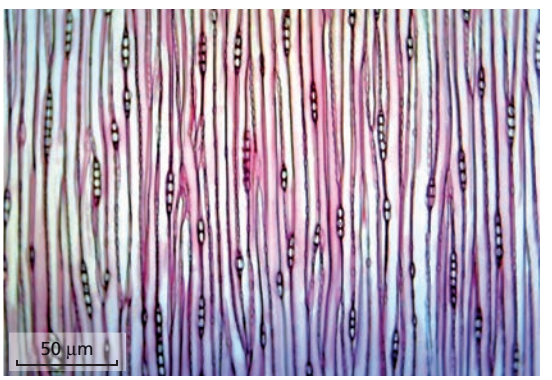


Photo 5 Bois de Pin (C.L. tangentielle, x 400).
À noter les rayons coupés orthogonalement.



Photo 6 Tige de Pin : vue générale (C.T., x 25).

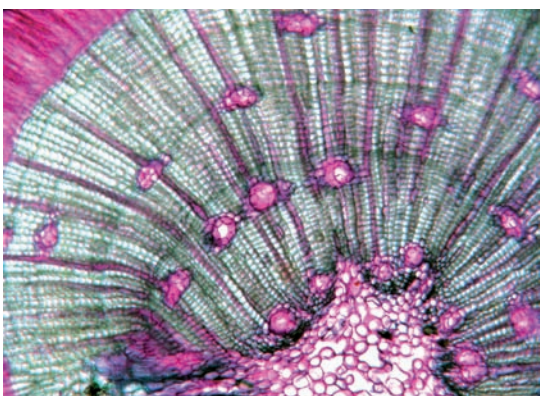


Photo 7 Tige de Pin : détail de la zone centrale (C.T., x 100).

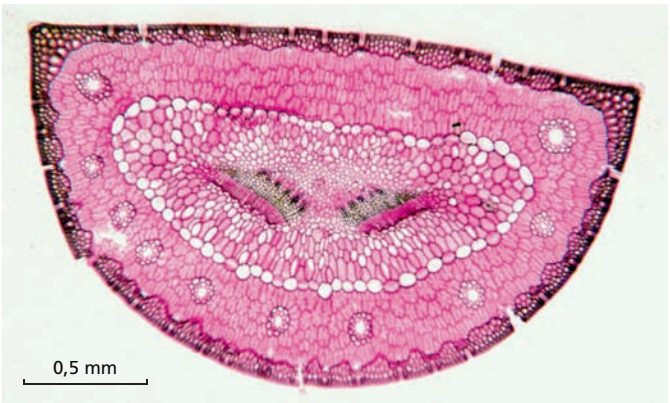


Photo 1 Aiguille de Pin (C.T., x 25).
La symétrie est bilatérale. La face supérieure (ou ventrale) est ici plane ; le bois tourné vers elle est un bon critère d'orientation.
(légendes : voir figure TP10.6)

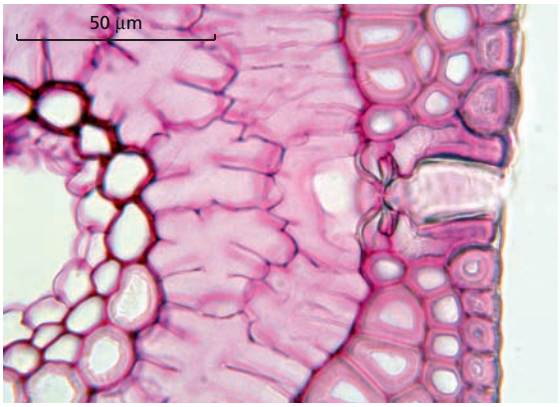


Photo 2 Aiguille de Pin : détail (C.T., x 400).
De la surface vers l'intérieur : épiderme stomatique (1 assise cellulaire), hypoderme (2 assises cellulaires), mésophylle plissé et canal résinifère.



Photo 3 Cônes mâles de pin sylvestre.



Photo 4 Écaille staminale : sac pollinique (C.T., x 100).
Les deux sacs polliniques de l'écaille sont coupés ; à maturité, ils sont plein de grains de pollen.



Photo 5 Pollen de pin (x 400).
Les ballonnets aérifères et le noyau de la cellule végétative sont bien repérables.



Photo 6 Cônes femelles de pin sylvestre (1re et 2e années).

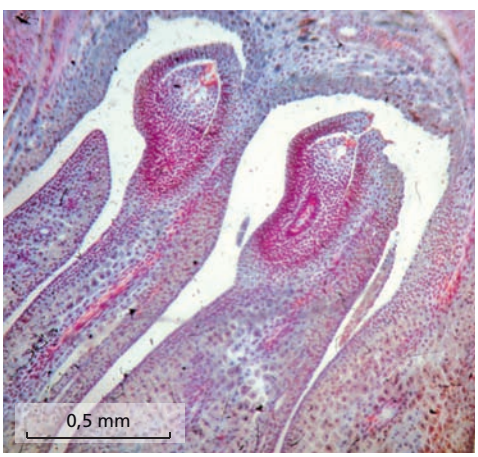


Photo 7 Cône femelle de pin sylvestre (1re année, x 40) : écailles ovulifères.
Pour chacune des deux écailles visibles, la coupe passe par un ovule ici encore inachevé (comparer à la photo 1 page 26).



Photo 1 Écaille ovulifère 2e année (C.L., x 40).

e : endosperme
m : microphyle
o : oosphère
tg : tégument
n : nucelle

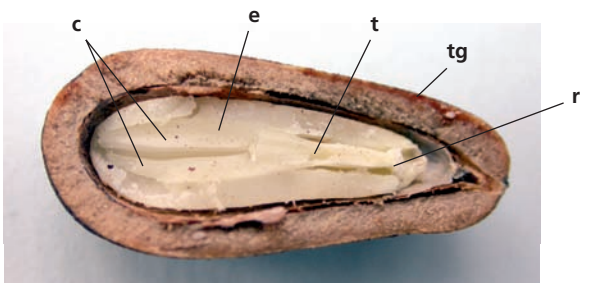


Photo 3 Graine de pin pignon (C.L.).

c : cotylédons
e : endosperme
r : radicule
t : tigelle
tg : tégument



Photo 6 Cônes femelles d'épicéa.



Photo 8 Rameau de genévrier et faux fruits ou « baies ».



Photo 2 Rameau de pin sylvestre porteur de cônes femelles des 3 années.



Photo 4 Rameau de sapin.



Photo 5 Rameau d'épicéa.



Photo 7 Rameau de mélèze avec cônes femelles.

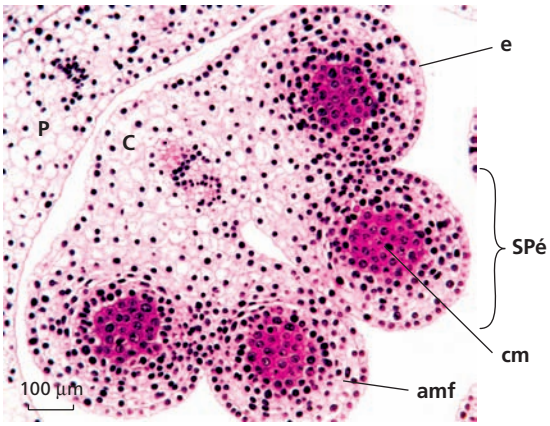


Photo 1 Coupe transversale d'étamine de Lis en cours de formation.

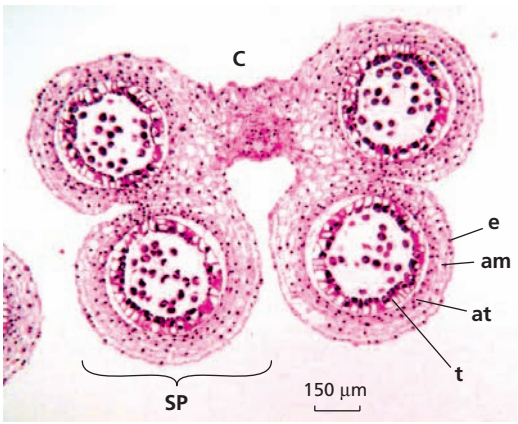


Photo 2 Coupe transversale d'étamine de Lis indéhiscente.

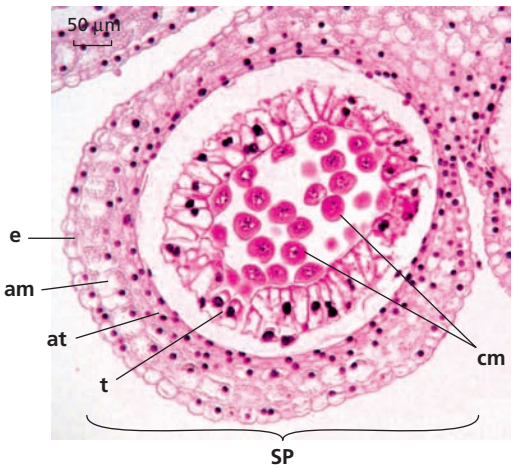


Photo 3 Coupe transversale d'étamine de Lis indéhiscente.
Détail d'un sac pollinique montrant des cellules mères des microspores en prophase de division 1 de méiose.

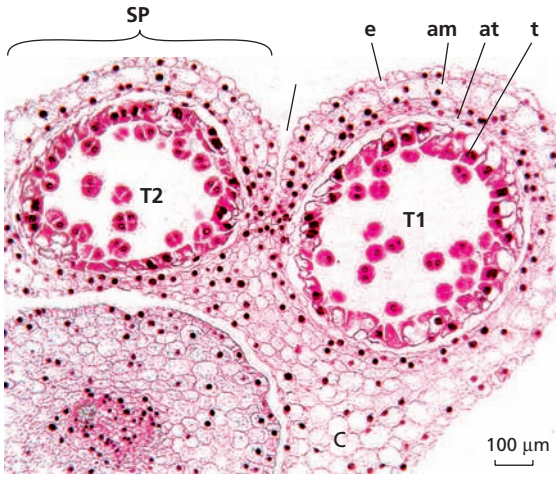


Photo 4 Coupe transversale d'étamine de Lis indéhiscente en fin de méiose.
Détail de deux sacs polliniques.

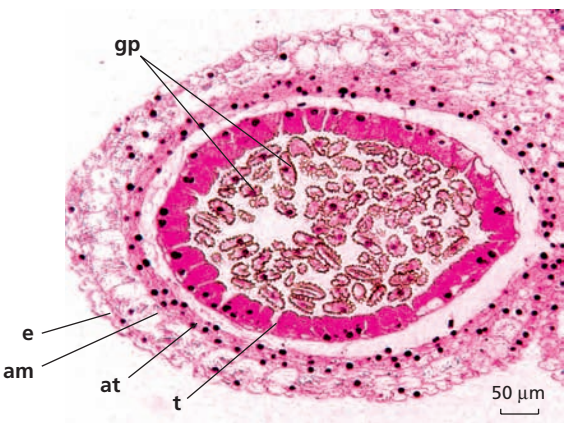


Photo 5 Coupe transversale d'étamine de Lis indéhiscente avec grains de pollen.

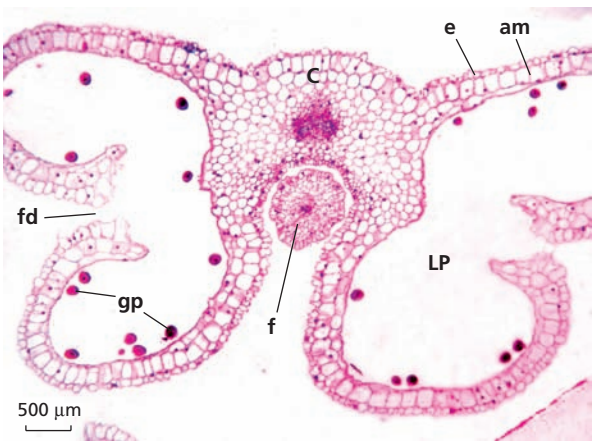


Photo 6 Coupe transversale d'étamine de Lis déhiscente.

am : assise mécanique. **amf :** future assise mécanique. **at :** assises transitoires. **C :** connectif. **cm :** cellules mères des microspores. **e :** épiderme. **f :** filet. **fd :** fente de déhiscence. **ff :** future fente de déhiscence. **gp :** grain de pollen. **LP :** loge pollinique. **m :** microspores en formation. **P :** bord interne d'un pétale. **P1 :** cellules mères en prophase 1. **SP :** sac pollinique. **SPé :** ébauche de sac pollinique. **t :** assise du tapis. **T1 :** cellules en télophase 1 ou prophase 2. **T2 :** cellules en fin de méiose (microspores).

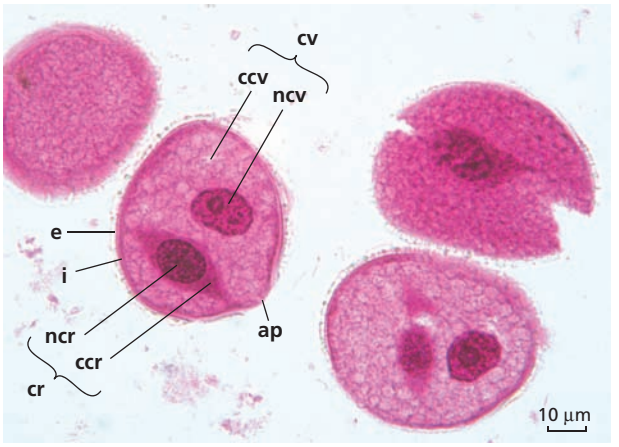


Photo 1 Grains de pollen bicellulaires de Lis.

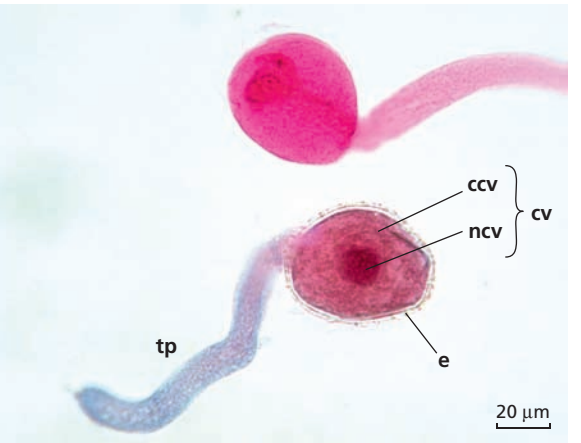


Photo 2 Grains de pollen en cours de germination.

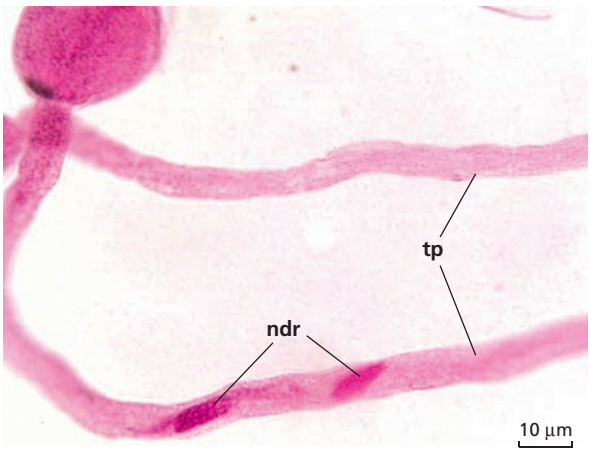


Photo 3 Grains de pollen en cours de germination, stade plus avancé que le précédent.

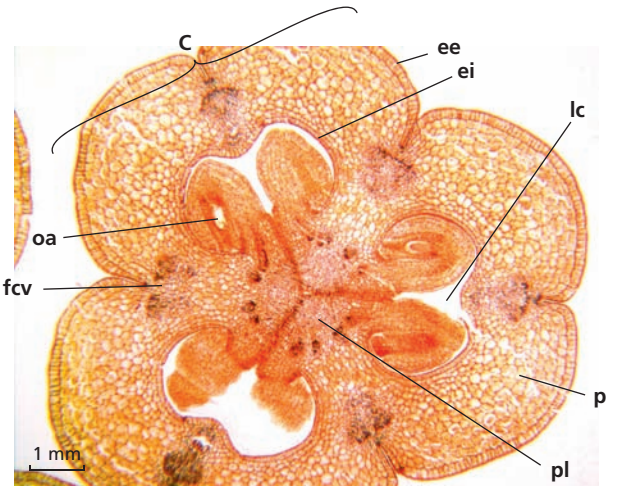


Photo 4 C.T. Coupe transversale d'ovaire de Lis.

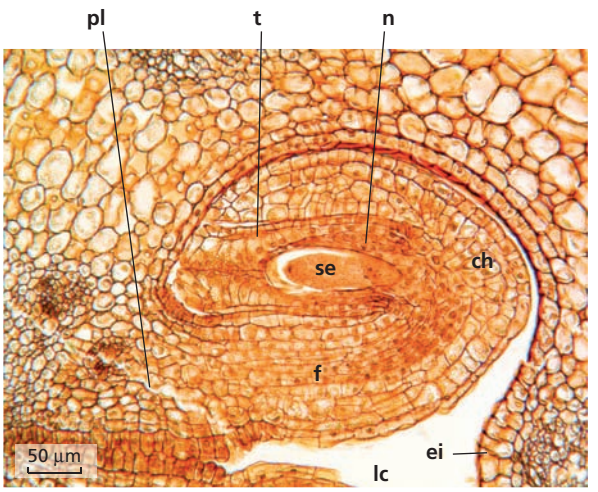


Photo 5 C.T. Coupe transversale d'ovaire de Lis, détail d'un ovule.



Photo 6 Coupe transversale d'ovaire de Lis, détail du sac embryonnaire en cours de formation.

an : anaphase de mitose. **ap :** aperture. **ca :** carpelle. **ch :** chalaze. **ccr :** cytoplasme de la cellule reproductrice. **ccv :** cytoplasme de la cellule végétative. **cr :** cellule reproductrice. **cv :** cellule végétative. **e :** exine. **ee :** épiderme externe. **ei :** épiderme interne. **ei :** épiderme interne. **f :** funicule. **fcv :** faisceau cribrovasculaire structural. **i :** intine. **lc :** loge carpellaire. **n :** nucelle. **ndr :** noyaux des deux cellules reproductrices. **ncr :** noyau de la cellule reproductrice. **ncv :** noyau (à nucléoles) de la cellule végétative. **oa :** ovule anatrope. **p :** parenchyme. **pl :** placenta. **se :** sac embryonnaire. **t :** tégument. **tp :** tube pollinique. **v :** vacuole de la cellule centrale.

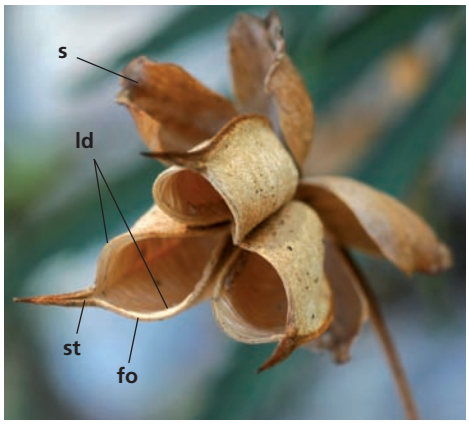


Photo 1 Follicules d'hellébore fétide (renonculacée).

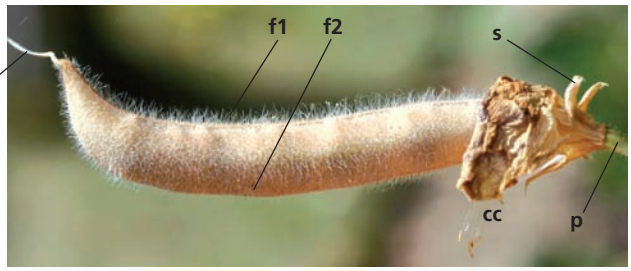


Photo 2 Gousse non ouverte de pois de senteur (fabacée).

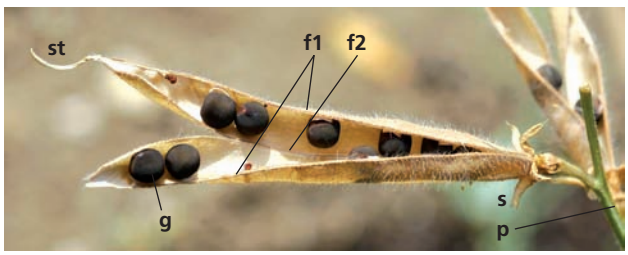


Photo 3 Gousse ouverte de pois de senteur (fabacée).

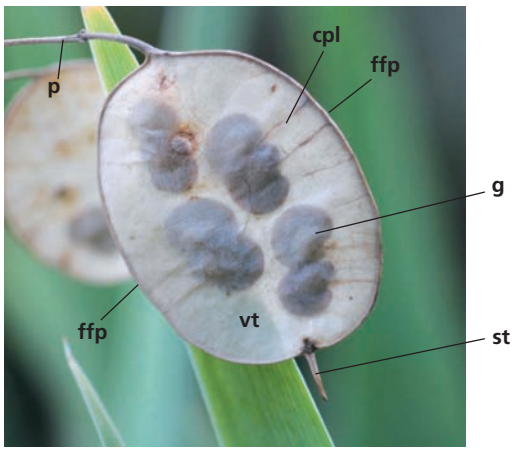


Photo 4 Silicule de monnaie du Pape (brassicacée).



Photo 5 Gousses enroulées en spirale de luzerne (fabacée).

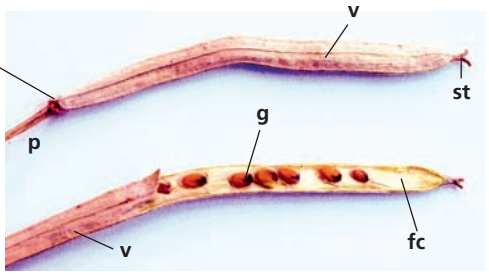


Photo 6 Silicule de giroflée (brassicacée), fermée et déhiscente.

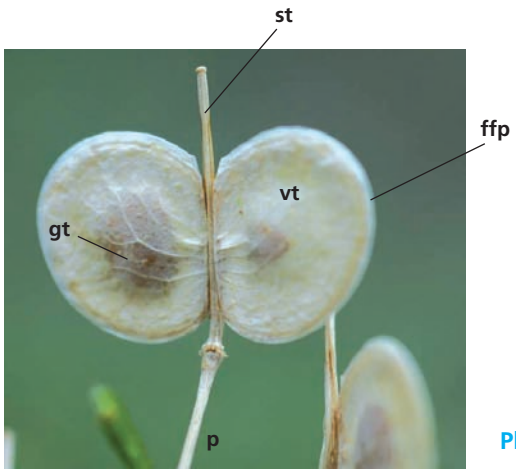


Photo 7 Silicule de Biscutelle (brassicacée).

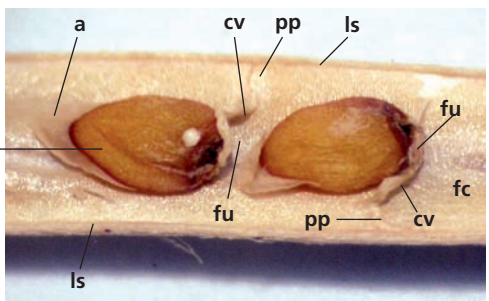


Photo 8 Détail de la silique de giroflée (brassicacée), une valve enlevée.

a : aile de la graine. **cc :** restes de corolle flétrie. **cp** : cicatrices du périanthe. **cpl** : cordon placentaire pariétal. **cv** : cordon vasculaire. **efc** : emplacement de la fausse cloison. **f1 :** fente de déhiscence suturale. **f2 :** fente de déhiscence dorsale. **fc** : fausse cloison. **ffd** : future fente de déhiscence. **ffp** : future fente de déhiscence valvaire paraplacentaire. **ffv** : future fente de déhiscence valvaire. **fv** : fente de déhiscence valvaire. **fo** : follicule. **fu** : funicule. **fv** : fente de déhiscence valvaire. **g** : graine. **gt** : graine (vue par transparence). **ld** : ligne de déhiscence suturale. **ls** : ligne de suture des carpelles (future fente de déhiscence). **p :** pédoncule. **pp** : placenta pariétal. **s** : sépale. **st** : restes de style et stigmate. **t** : tégument. **v :** valve. **vt** : valve (transparente).

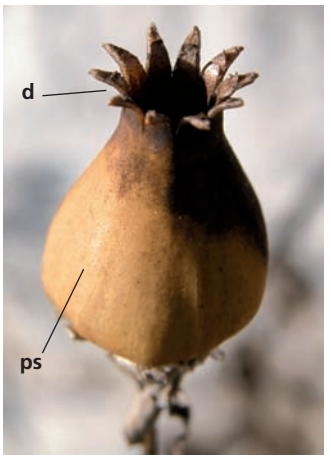


Photo 1 Capsule à déhiscence denticide de silène (caryophyllacée).

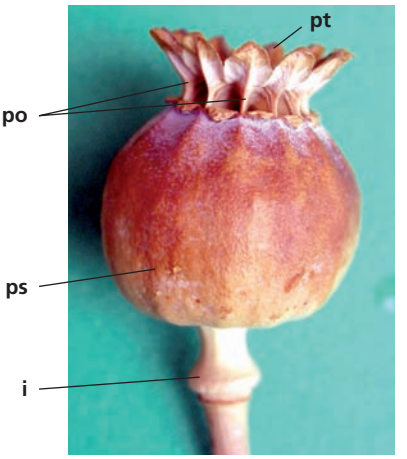


Photo 2 Capsule à déhiscence poricide de pavot (papavéracée).



Photo 3 Pyxide de Lierre (hédéracée).

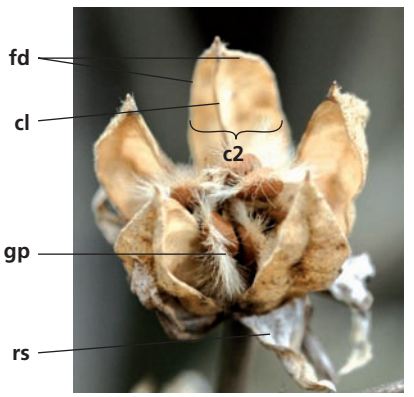


Photo 4 Capsule loculicide d'althea (malvacée).

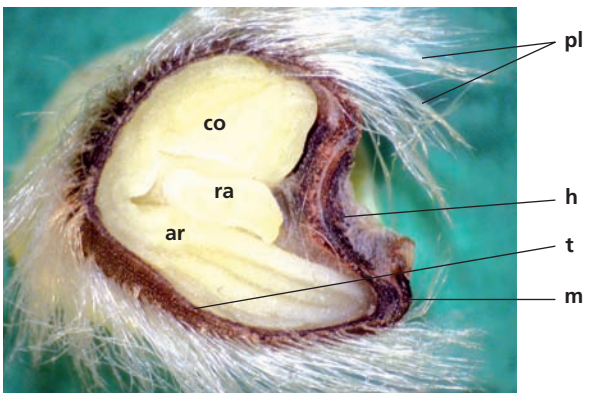


Photo 5 Graine d'althaea (malvacée) à embryon courbe coupé longitudinalement.

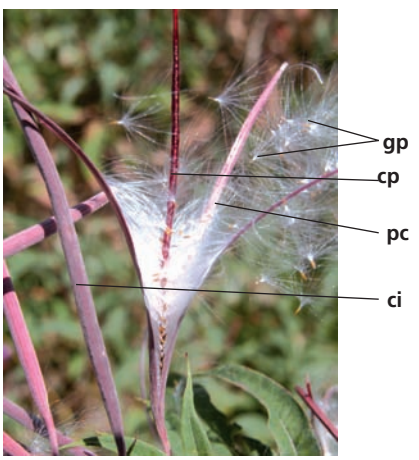


Photo 6 Capsule septicide d'épilobe (oenothéracée) déhiscente.



Photo 7 Akènes d'aigremoine (rosacée).

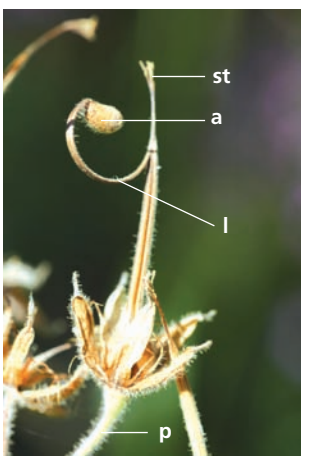


Photo 8 Akènes de *Geranium sp.* (géraniacée).

a : akène. **ac :** akène à crochets. **ar :** axe radicule/tigelle. **c :** calice. **c2 :** deux demi-carpelles. **ca :** un carpelle. **cc :** calice à clochets. **ci :** capsule immature. **cl :** cloison intercarpellaire. **co :** cotylédon chiffonné. **cp :** colonne placentaire. **d :** dents. **fc :** fente de déhiscence circulaire. **fd :** fente de déhiscence dorsale. **g :** graines à aigrette de poils (*anémochorie*). **gp :** graine poilue. **h :** hile. **i :** niveau d'insertion des autres pièces florales. **l :** lanière se détachant partiellement du style, s'enroulant et séparant les akènes. **m :** micropyle. **p :** pédoncule. **pc :** paroi carpellaire. **pl :** poils (*anémochorie*). **po :** pore. **ps :** péricarpe sec. **pt :** plateau stigmatique. **ra :** restes d'albumen. **rs :** restes des sépales. **rst :** restes de style et stigmate. **s :** style. **st :** stigmate. **t :** tégument



Photo 1 Akènes crochus de bardane (astéracée) : *exozoochorie*.



Photo 2 Akènes à aigrette de pissenlit (astéracée) : *anémochorie*. Une partie des akènes a été enlevée



Photo 3 Akènes plumeux de clématite (renonculacée) : *anémochorie*.

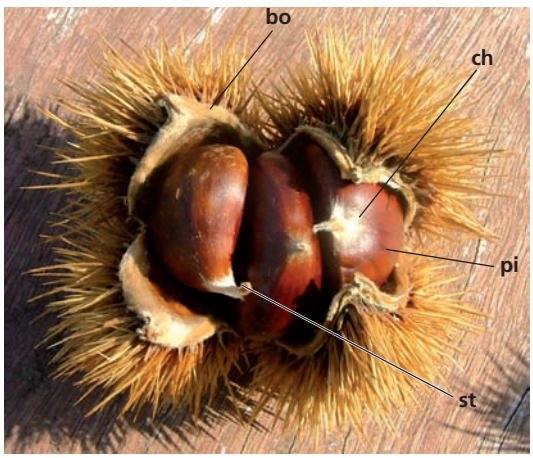


Photo 4 Bogue (cupule) épineuse contenant trois akènes ou châtaignes (fagacée) ; fruit de type nucule.



Photo 5 Gland (nucule) de chêne vert (fagacée).

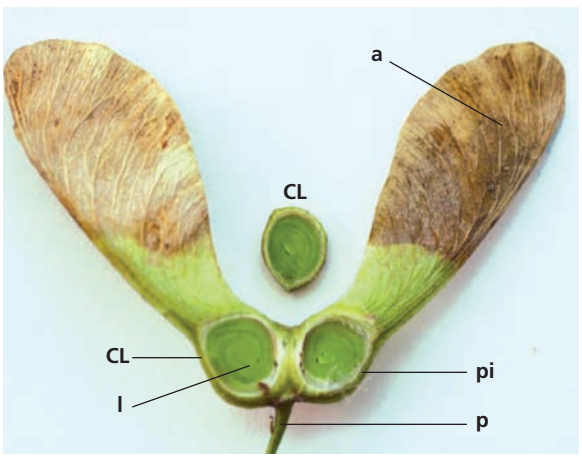


Photo 6 Disamare d'érable sycomore (acéracée) : *anémochorie*.

a : aile. **bo** : bogue. **c** : carpelle indépendant. **ch** : châtaigne. **CL** : coupe longitudinale de la loge carpellaire montrant un embryon courbe. **cr** : bractée terminée par un crochet. **cu** : cupule. **l** : loge contenant la graine. **p** : pédoncule. **pi** : péricarpe ligneux indéhiscent. **r** : réceptacle du capitule. **s** : style et stigmate plumeux. **st** : stigmate.

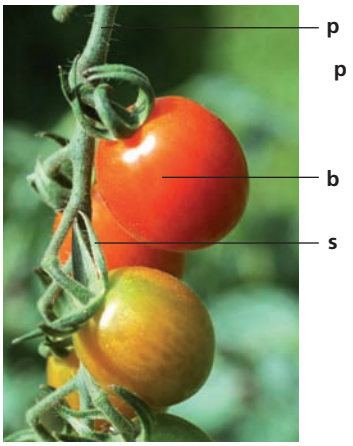


Photo 1 Baies de tomate (solanacée).

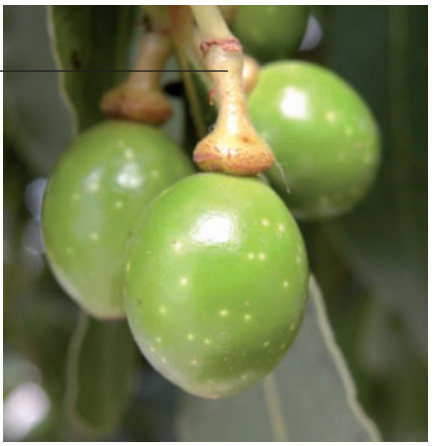


Photo 2 Baie de laurier noble (lauracée).

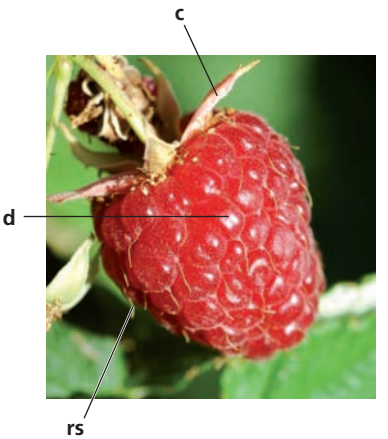


Photo 3 Polydrupe de framboisier (rosacée).

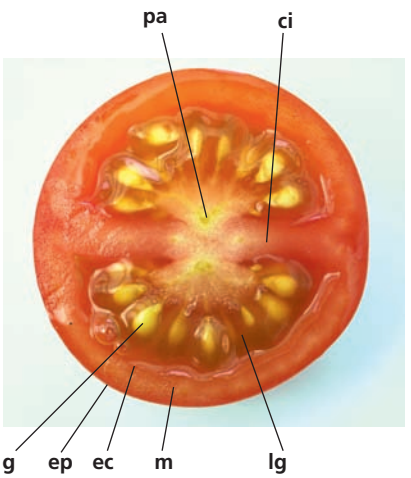


Photo 4 Baie de tomate (solanacée) en coupe transversale.



Photo 5 Baie de laurier noble (lauracée) ; une partie du péricarpe charnu est enlevée

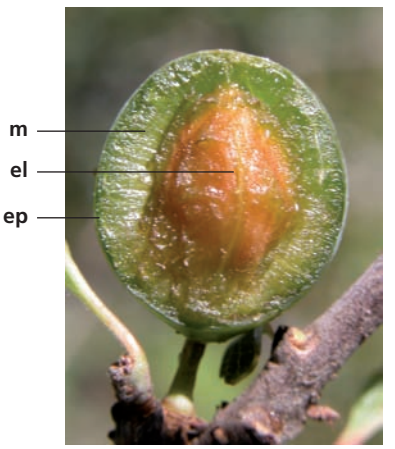


Photo 6 Drupe de prunier (rosacée), coupée longitudinalement.

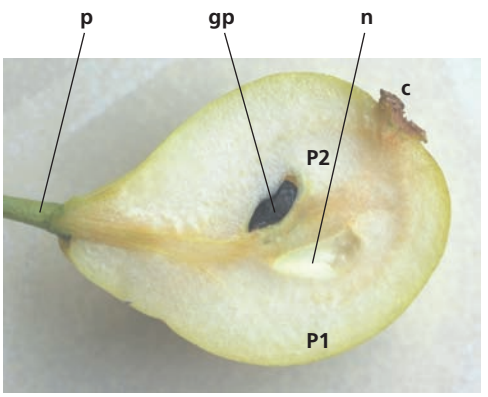


Photo 7 Fruit complexe de poire (rosacée), coupé longitudinalement.

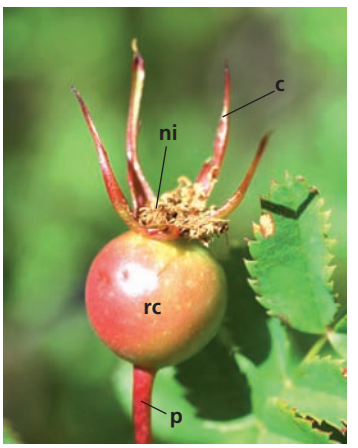


Photo 8 Fruit complexe de cynorrhodon (églantier, rosacée).

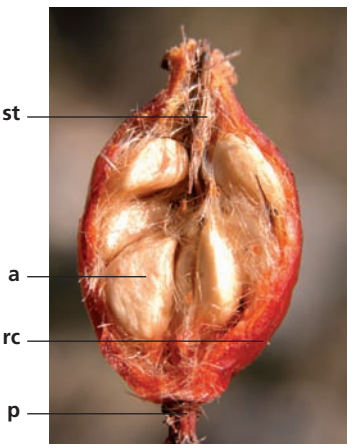


Photo 9 Fruit complexe de cynorrhodon (églantier, rosacée) coupé longitudinalement.

a : akène issu d'un ovaire infère. **b :** baie. **c :** restes de calice. **ci :** cloison intercarpellaire. **d :** drupe élémentaire. **ec :** endocarpe charnu. **el :** endocarpe lignifié ou noyau. **ep :** épicarpe. **g :** graines. **gp :** graine ou pépin. **lg :** loge carpellaire pleine de gelée. **m :** mésocarpe charnu. **n :** « ébauche de « noyau ». **ni :** niveau d'insertion des autres pièces florales (corolle et étamines). **p :** pédoncule. **P1 :** partie charnue provenant du réceptacle. **P2 :** partie charnue provenant de la paroi carpellaire. **pa :** placenta axile. **pc :** péricarpe charnu. **rc :** réceptacle charnu. **rs :** restes de style. **s :** sépale. **st :** style et stigmate poilus.

l'ensemble forme une tête de myosine. Les deux chaînes lourdes sont associées en dimère par leurs parties filamenteuses ; enroulées l'une sur l'autre en spirale (surenroulement ou superenroulement), elles forment une queue de 150 nm. Au final, la molécule de myosine II apparaît constituée d'une queue et de deux têtes globulaires.

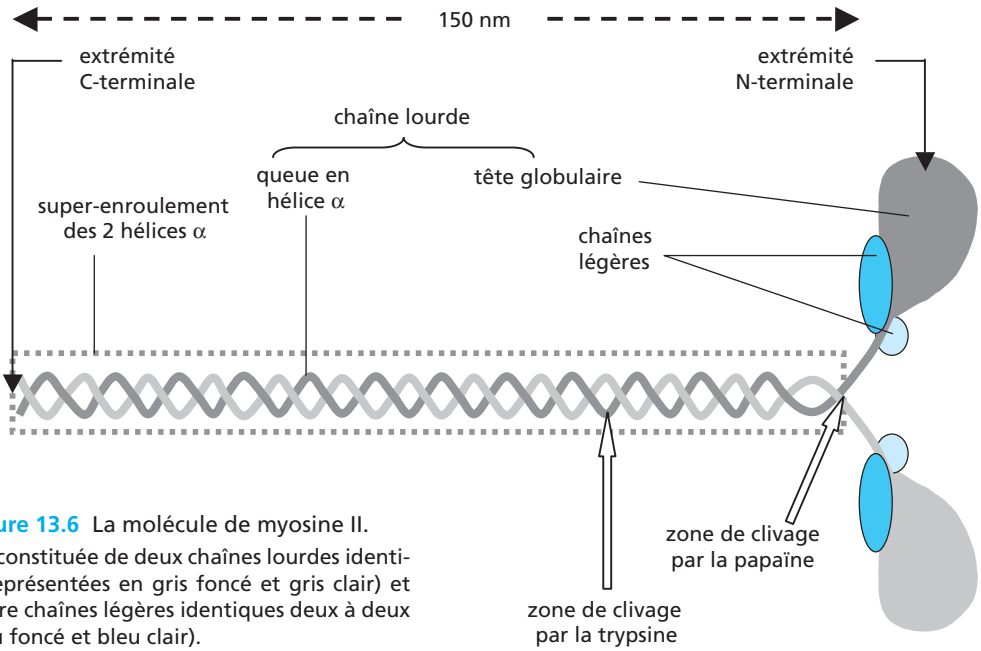


Figure 13.6 La molécule de myosine II.
Elle est constituée de deux chaînes lourdes identiques (représentées en gris foncé et gris clair) et de quatre chaînes légères identiques deux à deux (en bleu foncé et bleu clair).

Les molécules de myosine constituent une grande famille dont on connaît une vingtaine de membres. La première découverte fut celle du muscle striée squelettique ; elle fut baptisée myosine II (deux têtes globulaires) quand on découvrit une myosine à une tête alors appelée myosine I. Depuis, elles sont nommées dans l'ordre de leur découverte.

➤ Agencement des molécules de myosine II des myofilaments épais

Les myofilaments épais sont des structures bipolaires (figure 13.7) : les queues des molécules de myosine II y sont associées en faisceaux où elles sont disposées tête-bêche de sorte que les myofilaments épais sont dépourvus de têtes dans la région centrale alors que leurs deux extrémités exposent un nombre élevé de têtes.

Il en résulte qu'à l'échelle du sarcomère, la bande H est dépourvue de têtes globulaires alors que dans le reste de la bande A les têtes globulaires de myosine sont nombreuses. Là, elles peuvent se lier aux myofilaments fins d'actine et constituer des **ponts d'union** entre les myofilaments fins et les myofilaments épais.

➤ Propriétés de la myosine II

Le clivage enzymatique de la myosine II par la papaïne permet d'en isoler les têtes. Ces têtes présentent deux propriétés remarquables :

- elles sont capables de se lier aux filaments d'actine ;
- elles possèdent une activité ATPasique faible mais cette activité ATPasique est multipliée 200 fois en présence d'actine.

Le clivage enzymatique de la myosine II par la trypsine en scinde la queue en deux fragments dont l'un porte les deux têtes globulaires. Ces sites de clivage enzymatique par la trypsine et la papaïne sont considérés comme des zones d'articulation ou de flexion moléculaire ; on parle de flexibilité structurale des têtes de myosine (figure 13.13).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

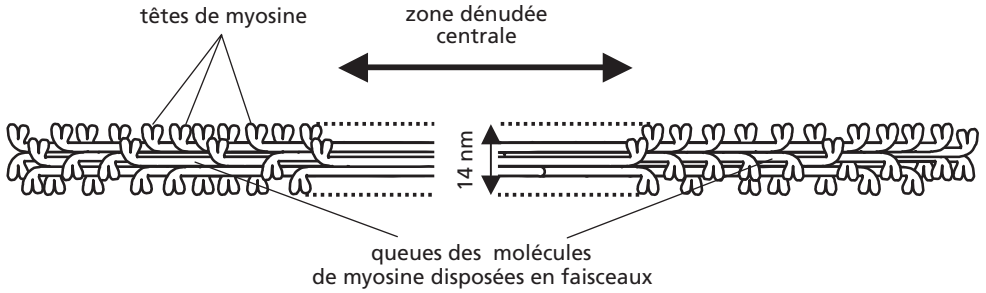


Figure 13.7 Myosine II et organisation des myofilaments épais.

b) Myofilaments fins : actine et protéines associées

Ces myofilaments de 7 nm de diamètre sont constitués d'actine associée à d'autres protéines.

➤ Actine

L'axe du myofilament fin est formé par l'association de deux molécules d'actine filamenteuse (**actine F**) disposées en hélice (figure 13.8). L'actine F est formée par polymérisation d'actine globulaire ou **actine G** (42 kDa). Chaque myofilament fin comporte environ 350 molécules d'actine G et il y a 13 molécules d'actine G par tour d'hélice d'actine F.

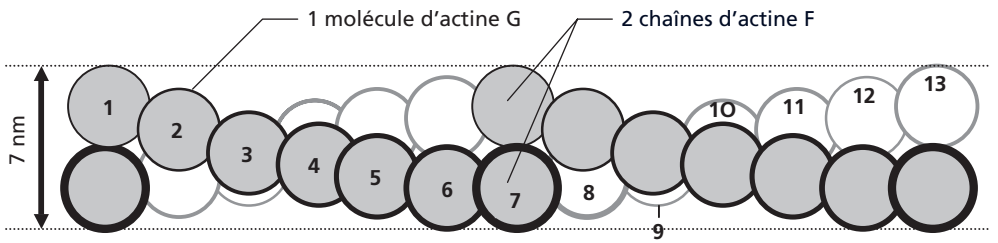


Figure 13.8 Actine G et actine F.

Les deux chaînes d'actine F sont disposées en une hélice de 7 nm de diamètre. Il y a 13 molécules d'actine G par tour d'hélice d'actine F ; elles sont numérotées ci-dessus (en gris celles du premier plan, en blanc celles de l'arrière plan). À cette ossature sont associées d'autres protéines : la tropomyosine et la troponine (figure 13.9).

➤ Protéines associées à l'actine

Cette hélice d'actine F présente deux sillons ; dans chaque sillon est logée une autre protéine : la **tropomyosine**. Cette tropomyosine (32 kDa) est une molécule allongée qui s'étend dans le sillon de l'hélice d'actine F sur sept molécules d'actine G auxquelles elle est liée par liaison covalente. Dans le muscle au repos, la tropomyosine masque les sites de liaison des têtes de la myosine sur les filaments d'actine (figure 13.9).

Enfin, la **troponine** est une protéine globulaire (80 kDa) associée à la fois à l'hélice d'actine F et à la tropomyosine. Les molécules de troponine sont disposées de façon périodique sur le filament fin : une molécule de troponine par molécule de tropomyosine.

La troponine est constituée de trois sous-unités :

- la sous-unité T (ou TNT) qui établit la liaison à la tropomyosine ;
- la sous-unité I (ou TNI) inhibitrice, liée à l'actine en absence d'ions Ca^{2+} ;
- la sous-unité C (ou TNC) capable de fixer quatre ions calcium ; elle change alors de conformation et entraîne la rotation de toute la molécule de troponine.

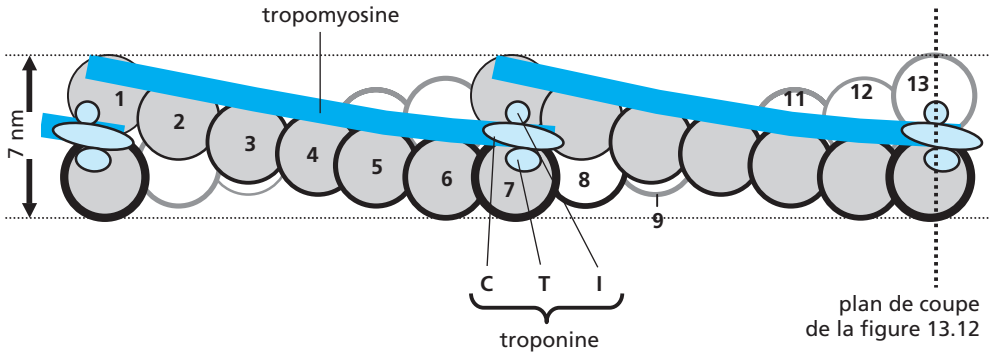


Figure 13.9 Organisation des myofilaments fins : actine F et protéines associées.

Dans chaque sillon de l'hélice d'actine F est logée une autre protéine : la tropomyosine (en bleu foncé), longue molécule fixée (liaison non covalente) par sept domaines homologues à sept molécules d'actine G. Sur cet édifice est fixée la troponine (en bleu clair), protéine constituée de trois sous-unités (T, I et C). Les molécules de troponine sont disposées de façon périodique tout au long du myofilament fin à raison d'une molécule de troponine par molécule de tropomyosine. Les rôles de la troponine et de la tropomyosine sont détaillés au § 13.3.1 et illustrés figure 13.12.

c) Cohésion moléculaire du sarcomère et son maintien

Les stries Z sont constituées par deux types de protéines : l' **α actinine** et la protéine **Cap Z**. Cap Z y permet l'ancrage des myofilaments d'actine F et évite à ce niveau leur dépolymérisation alors que l'α actinine maintient leur disposition régulière. À l'autre extrémité, la dépolymérisation est empêchée par la **tropomoduline**. Enfin, la **nébuline**, protéine étirée et fixée tout au long du filament d'actine F en détermine la longueur. Le filament d'actine F du sarcomère est donc remarquablement stable.

Chaque myofilament épais de myosine est ancré sur la ligne M située au milieu de la bande H. Il est fortement lié à un couple de la protéine appelée **titine**. Ces protéines sont disposées en opposition (figure 13.10) et fonctionnent comme des ressorts moléculaires. Elles maintiennent le myofilament de myosine à égale distance des stries Z et contribuent au relâchement du sarcomère (encart 13.2).

ENCART 13.2

La cohésion mécanique des muscles striés squelettiques

La cohésion mécanique du muscle strié squelettique peut être envisagée à l'échelle du muscle, de la myofibrille et du sarcolemme.

Le muscle est soutenu et nourri par un réseau de conjonctifs en continuité avec celui des tendons. Ces conjonctifs vascularisés contiennent des fibres de collagène et d'élastine : **épimysium** entourant le muscle, **périmysium** organisé autour de chaque faisceau de fibres musculaires et **endomysium** enrobant chaque fibre. Le tendon est un tissu conjonctif dense formé de fibroblastes et d'une matrice contenant des faisceaux de fibres de collagène (collagène I). Ces fibres de collagène s'insèrent sur l'os et aux extrémités de chaque fibre musculaire. À ce niveau, l'épaisse lame basale et le sarcolemme de la fibre constituent les **jonctions myo-tendineuses**. Des plaques d'adhésion y unissent les cellules musculaires à la matrice extracellulaire et les myofibrilles au sarcolemme.

Diverses protéines sont impliquées dans ces plaques d'adhésion : des protéines transmembranaires (ex. : intégrines) établissent le lien entre les protéines de la matrice extracellulaire (ex. : collagène IV) et des protéines sous membranaires (dont la dystrophine, encart 13.3) font le lien avec les protéines des myofibrilles.

Voir TP5, § 5.1.2

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

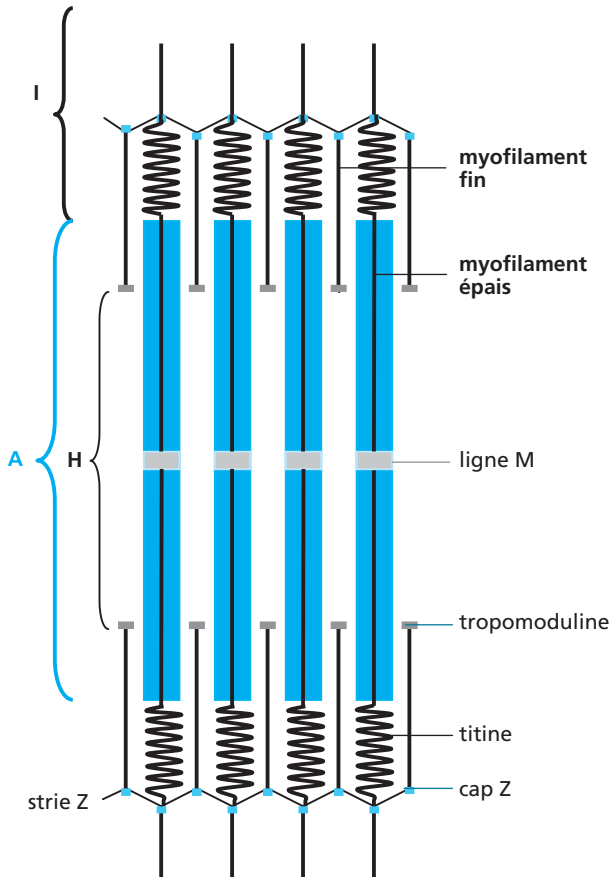


Figure 13.10

La cohésion moléculaire du sarcomère et son maintien.

Diverses protéines accessoires interviennent : la protéine Cap Z (en bleu clair) permet l'ancrage de l'actine F sur les stries Z, la tropomoduline stabilise l'actine F en empêchant sa dépolymérisation en actine G ; les protéines Cap Z et tropomoduline sont appelées protéines de coiffage. La titine fonctionne comme un ressort moléculaire en compression. Disposées par paires et en opposition, les molécules de titine permettent de maintenir les myofilaments épais à égale distance des stries Z et participent au relâchement du sarcomère.

ENCART 13.3

À propos des myopathies

On nomme **myopathies** un ensemble de maladies qui se manifestent par une diminution de la force développée par le muscle, quelle qu'en soit la cause. On en connaît une cinquantaine. Certaines touchent le métabolisme du myocyte (chaîne respiratoire, catabolisme du glycogène et du glucose) et donc la production d'ATP D'autres affectent le sarcolemme comme la myopathie de Duchenne. Cette myopathie aussi appelée **dystrophie** est caractérisée par une extrême fragilité de la membrane de toutes les fibres musculaires (myocytes, cardiomyocytes et fibres musculaires lisses) : elles ne résistent pas aux tensions mêmes faibles développées lors de la contraction. Les fibres ainsi que les cellules souches dont le sarcolemme s'est rompu dégénèrent. Cette maladie génétique est due à une mutation de la **dystrophine**, protéine située sous le sarcolemme qui participe à l'ancrage des myofibrilles au sarcolemme et à la matrice extracellulaire. À la naissance, l'enfant présente une musculature d'aspect normal mais celle-ci fond progressivement, en particulier au niveau des membres. En fait, toute la musculature est touchée avec comme conséquences une paralysie des membres, des insuffisances respiratoire et cardiaque et une issue souvent fatale. Plusieurs thérapies sont à l'essai selon deux voies visant à introduire le gène sain chez des malades :

– allotransplantation de myoblastes venant d'un individu sain génétiquement compatible ;

– autotransplantation de myoblastes du patient ayant reçu le gène normal.

13.2.2 Propriétés des protéines des myofilaments

a) Liaison actine-myosine

Les interactions entre actine et myosine ont été explorées par A. Szent-Györgyi et ses collaborateurs dans les années 1940. En mélangeant actine et myosine dans des solutions salines concentrées, ils ont constaté un fort accroissement de la viscosité de ces solutions. Ceci suggère que ces molécules sont capables de réagir entre elles et de former des édifices moléculaires plus volumineux qu'ils ont appelés **actomyosine**. En revanche l'addition d'ATP ramène la viscosité de ces solutions à leur valeur initiale. Ces données sont résumées dans les 2 équations ci-dessous :

$$\text{actine} + \text{myosine} \longrightarrow \text{actomyosine} \qquad (13.1)$$

$$\text{actomyosine (en présence d'ATP)} \longrightarrow \text{actine} + \text{myosine} \qquad (13.2)$$

Or la myosine présente une activité ATPasique, la diminution de la viscosité n'est donc pas permanente : elle diminue au fur et à mesure de la disparition de l'ATP dans la solution.
D'autre part, l'hydrolyse de l'ATP apparaît impliquée ici dans la dissociation du couple actine-myosine constituant l'actomyosine

b) Raccourcissement expérimental de l'actomyosine

Travaillant sur des préparations d'actomyosine précipitées en milieu salin (KCl à 0,05 M) A. Szent-Györgyi et ses collaborateurs constatent que les filaments se raccourcissent donc se contractent en présence d'**ATP** et d'ions $\mathbf{Mg^{2+}}$: l'ATP apparaît alors indispensable à la contraction. Ce résultat est en apparence contradictoire avec les conclusions précédentes et il devra être expliqué au niveau moléculaire (§ 13.3.2).

c) Calcium et ATP : des agents nécessaires

Les travaux ont été réalisés sur des fibres glycérinées dépourvues de membranes ; les myofibrilles restent intactes et elles montrent des propriétés comparables à celles des complexes d'actomyosine étudiés par A. Szent-Györgyi et ses collaborateurs.
Plusieurs arguments démontrent la nécessité du calcium pour leur contraction en présence d'**ATP** et d'ions $\mathbf{Mg^{2+}}$ (figure 13.11) :

- l'addition d'EDTA – un chélateur du calcium – fait cesser la contraction en cours ;

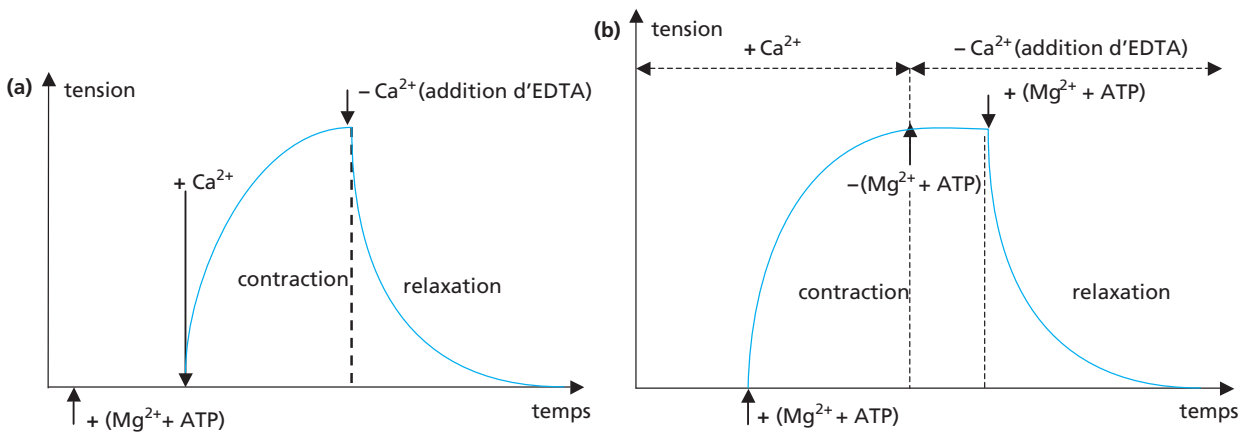


Figure 13.11 Intervention des ions calcium et de l'ATP dans les phénomènes de contraction et de relaxation.
Les expériences sont réalisées sur des fibres glycérinées dépourvues de sarcolemme.
(a) En présence d'ATP, la contraction nécessite des ions calcium. L'addition d'un chélateur des ions calcium fait cesser la contraction.
(b) La présence d'ATP est nécessaire à la contraction en présence d'ions calcium et à la relaxation mais en absence d'ions calcium.
L'ATP n'est pas actif seul. En effet, aux valeurs physiologiques du pH, l'ATP porte quatre charges négatives sur ses radicaux phosphate. La forme véritablement active est le couple Mg^{2+}-ATP, l'ion Mg^{2+} étant lié aux phosphates.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

- l'addition d'ions calcium à une concentration de 10^{-5} à 10^{-6} mol/L déclenche une contraction (alors que la concentration cytosolique est très faible, vers 10^{-8} mol/L).

L'ion Mg^{2+} et l'ATP sont, comme il est précisé plus haut, indispensables à l'activité ATPasique des têtes de myosine. Le calcium apparaît donc comme le déclencheur de la contraction.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 12, § 12.4.7a

Il nous reste maintenant à associer l'ensemble de ces données structurales et expérimentales d'apparences parfois contradictoires en un modèle de fonctionnement à l'échelle moléculaire.

Il faut bien noter que ce cytosquelette hypertrophié du myocyte est un édifice supramoléculaire et se rappeler qu'il se met en place par auto-assemblage au cours de la différenciation cellulaire.

13.3 MÉCANISMES MOLÉCULAIRES DE LA CONTRACTION

13.3.1 Effet déclencheur du Ca^{2+} et liaison actine-myosine

Dans le muscle au repos, la concentration cytosolique des ions Ca^{2+} est très faible ; elle ne permet pas sa liaison à la troponine C. Dans ces conditions, le site de liaison actine-myosine reste masqué par la tropomyosine et les têtes de myosine ne peuvent pas établir de ponts d'union entre les myofilaments fins et les myofilaments épais.

La contraction survient suite à une augmentation importante de la concentration du Ca^{2+} libre sarcoplasmique. La fixation de quatre ions Ca^{2+} à la troponine C entraîne la rupture de la liaison unissant la troponine I à l'actine F et cela déplace la tropomyosine. Le site de fixation des têtes de myosine sur les filaments d'actine F est alors démasqué : l'établissement des ponts d'union entre filaments fins et filaments épais est possible (figure 13.12). Une fois formés, le pivotement de têtes de myosine assure le glissement des filaments.

13.3.2 Cycle mécanochimique des têtes de myosine : attachement – pivotement – détachement

Les étapes décrites ci-dessous se déroulent alors que la concentration en Ca^{2+} libre sarcoplasmique est élevée et en présence d'ATP et d'ions Mg^{2+} ; elles sont en accord avec les données structurales et expérimentales exposées plus haut.

a) Étapes du cycle à l'échelle d'une tête de myosine

Il peut être décrit en 5 étapes (figure 13.13) avec pour point de départ la myosine fixée à l'actine.

1. La tête de myosine fixée au filament d'actine est libre de tout nucléotide (ni ATP ni ADP) ; le **pont d'union** Actine-Myosine est en place.

2. La fixation d'ATP sur la tête de myosine entraîne le **détachement** de la tête de myosine ; c'est la rupture du pont d'union Actine-Myosine.

3. L'hydrolyse de l'ATP, alors que la tête de myosine est détachée de l'actine, lui fait prendre sa **conformation armée** : la tête de myosine est liée au couple ADP – Pi (complexe ADP – Pi – Myosine) ; elle a un niveau d'énergie libre élevé et fait un angle de 90° avec les myofilaments épais et les myofilaments fins.

4. L'établissement du pont d'union (**attachement**) conduit à la libération du Pi mais la tête de myosine, toujours liée à l'ADP (complexe ADP – Myosine – Actine), fait encore un angle de 90° avec les myofilaments.

5. Le pivotement de la tête de myosine de 90° à 50° provoque le glissement du filament de myosine sur celui d'actine et donc un raccourcissement élémentaire. C'est le « **coup de force** » en position attachée. Pendant le « coup de force », la tête de myosine perd son ADP et présente alors un niveau d'énergie libre bas.

Ce cycle se répète autant de fois que les conditions le permettent : concentration cytosolique en ions Ca^{2+} élevée, présence d'ATP et d'ions Mg^{2+}.

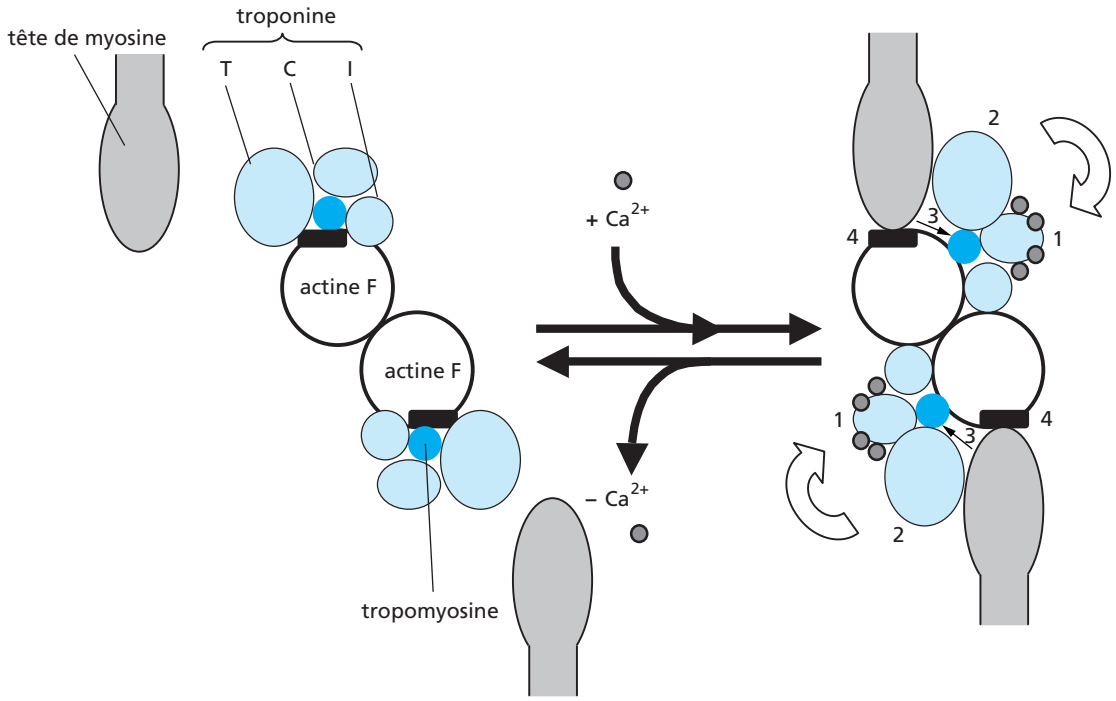


Figure 13.12 L'effet déclencheur des ions calcium.

Vues en coupe des myofilaments fins ; la position des plans de coupe est indiquée sur la figure 13.9.
L'établissement des ponts d'union entre l'actine F et les têtes de myosine dépend de la concentration cytosolique des ions calcium.
En absence d'ions calcium (à gauche), la troponine (en bleu clair) et la tropomyosine (en bleu foncé) occupent une position telle que les sites de fixation des têtes de myosine sur l'actine F (secteurs en noir) sont masqués ; l'établissement des ponts d'union est impossible. En présence d'ions calcium (à droite), la fixation (**1**) de quatre ions calcium sur la sous-unité C de la troponine induit le pivotement (**2**) de l'ensemble de la triponine dans le sens des flèches qui entraîne à la suite la tropomyosine (**3→**). Ceci démasque les sites de fixation des têtes de myosine sur l'actine F et autorise l'établissement des ponts d'union (**4**).

On peut parler de **couplage** mécano-chimique et de **cycle** mécano-chimique puisqu'une énergie chimique (celle libérée par l'hydrolyse de l'ATP) est convertie en énergie mécanique. Cependant, le rendement de cette conversion n'est pas de 100 % et une partie de l'énergie est dissipée sous forme de chaleur au cours de ce cycle.

b) Cycle à l'échelle du myofilament épais

Le cycle d'une tête de myosine se déroule très rapidement ; sa durée est estimée à moins de 100 millisecondes et la tête de myosine reste fixée au filament d'actine pendant 5 % seulement de la durée d'un cycle. Ceci permet aux têtes de myosine de travailler ensemble mais il n'y a pas de coordination : chacune des deux têtes de la molécule de myosine effectue ce cycle indépendamment de l'autre (asynchronisme du cycle pour les deux têtes de la molécule de myosine). Enfin, compte tenu de la disposition selon un réseau hexagonal des myofilaments fins et des myofilaments épais, un filament épais établit grâce à ses têtes de myosine des ponts d'union avec les six filaments fins qui le jouxtent. Ceci permet le coulissement des myofilaments tel qu'il a été exposé au § 13.1.3b.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

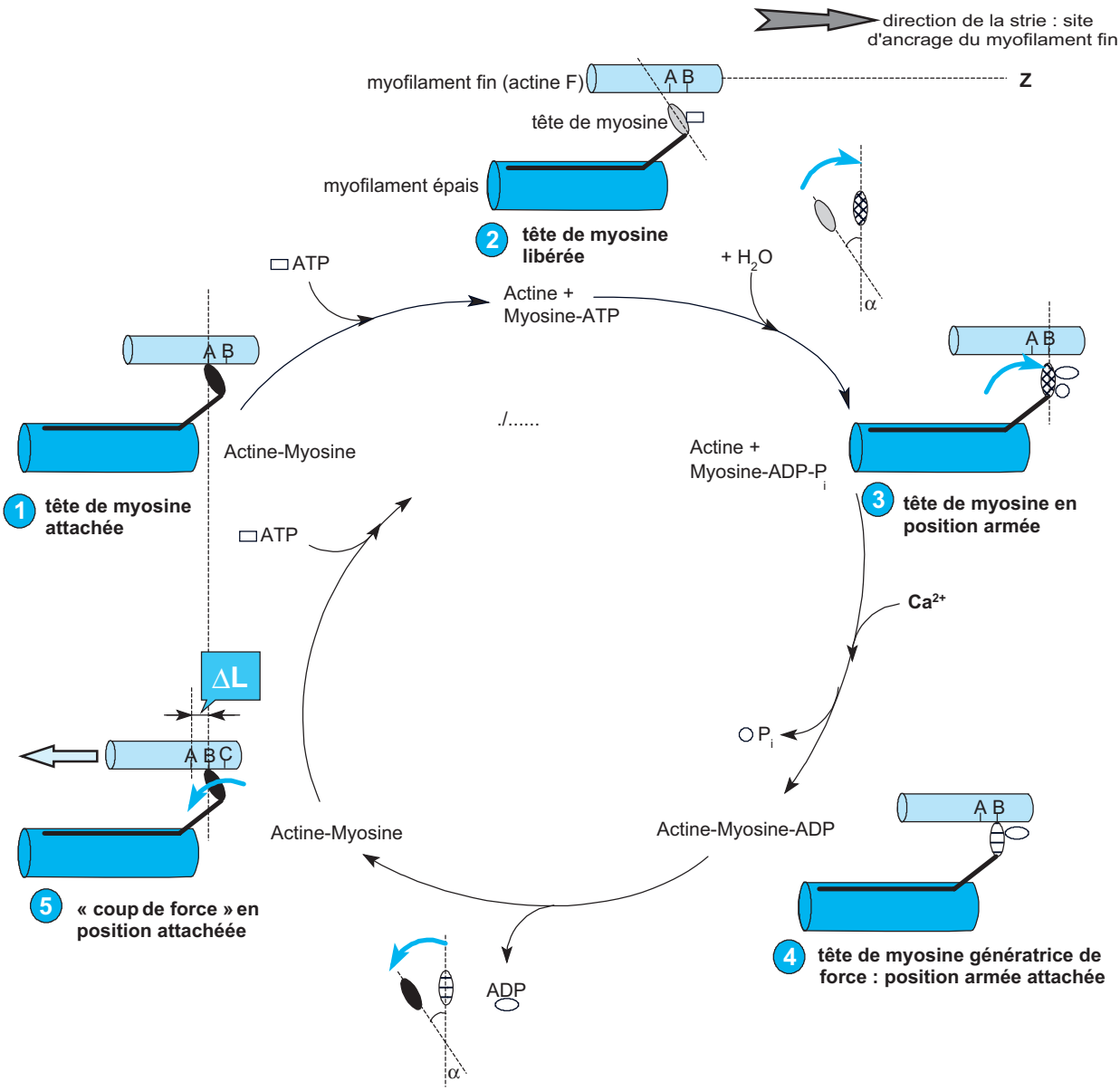


Figure 13.13 Le cycle mécano-chimique des têtes de myosine.

Attachement – pivotement – détachement. La tête de myosine reste fixée à l'actine F pendant 5% de la durée du cycle. Les étapes illustrées ci-dessus se déroulent en présence de fortes concentrations cytosoliques d'ions calcium. Le cycle peut être parcouru depuis l'étape 1 qui se place après le « coup de force ». On peut parler de « moteur à 4 temps ».

13.3.3 Cycle répété

a) Approche quantitative

Le déplacement élémentaire correspondant à un pivotement d'une tête de myosine est très faible, de l'ordre de 10 nm, et ceci se produit aux deux extrémités d'un filament épais de myosine mais en sens opposé. Un seul cycle raccourcit donc un sarcomère d'environ 2 × 10 nm, ce qui correspond, pour un sarcomère d'environ 2 µm de long, à un raccourcissement d'environ 1 %. Or, lors d'une contraction, le raccourcissement peut atteindre 50 %. Le cycle attachement – pivotement – détachement est donc répété de multiples fois au cours d'une même phase de contraction.

b) Retour au sarcomère

La répétition de ce cycle entraîne le coulissement des myofilaments fins d'actine et des myofilaments épais de myosine dont le recouvrement augmente. Le résultat est un raccourcissement du sarcomère, un raccourcissement de la myofibrille, un raccourcissement du myocyte et finalement du muscle.

13.3.4 Contraction isométrique et contraction isotonique

Comme vu plus haut, les mécanismes de la contraction impliquent un pivotement des têtes de myosine (figure 13.13) et un glissement des myofilaments conduisant au raccourcissement des sarcomères (figure 13.5) donc des myofibrilles. Cependant, au-delà de ces mécanismes, on doit distinguer deux types de contraction.

a) Contraction isométrique

On l'observe quand le muscle est stimulé alors qu'il est maintenu à longueur constante ; la contraction s'effectue donc sans raccourcissement. La force développée augmente proportionnellement au nombre de ponts d'union établis entre les myofilaments fins et les myofilaments épais. La contraction du muscle s'effectue sans changement de la longueur mais développe une force (ou tension) puisqu'il y a raccourcissement des sarcomères. La force développée (ou tension) s'applique donc aux conjonctifs associés au muscle. C'est le mode de contraction des muscles impliqués dans le maintien de la posture. Au cours de la vie de l'individu, l'augmentation de la force de contraction isotonique est réalisée par la croissance du muscle (croissance naturelle et/ou croissance due à l'exercice) ; cette croissance du muscle va de pair avec la synthèse d'un nombre croissant de myofilaments.

b) Contraction isotonique

Elle est observée quand le muscle stimulé se raccourcit en développant une force constante ; dans le cas du fléchissement de l'avant-bras sur le bras, la contraction du biceps permettant de soulever une charge (haltère) tenue dans la main est de type isotonique. La vitesse de raccourcissement du muscle (donc du mouvement) est proportionnelle au rythme moyen du cycle mécano-chimique des têtes de myosine (figure 13.13). Elle est maximale quand la charge est nulle ; elle diminue quand la charge augmente car cette charge s'oppose au pivotement des têtes de myosine (« coup de force »). C'est le mode de contraction des muscles impliqués dans le mouvement.
Il existe bien sûr une majorité de situations physiologiques intermédiaires.

ENCART 13.4

La rigidité cadavérique

Dans les muscles d'un organisme « fraîchement mort », l'ATP n'est plus renouvelé ; il ne peut donc plus s'en fixer aux têtes de myosine et les ponts d'union actine-myosine se maintiennent. Le cycle de la figure 13.13 est bloqué entre les étapes 4 et 1. Les muscles d'un cadavre sont alors inextensibles, rigides ou raidis : c'est la rigidité cadavérique. Cet état n'est que transitoire ; il finit par disparaître avec la décomposition des protéines du muscle comme l'actine et la myosine.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

CONCLUSION

En résumé, de nombreux cycles élémentaires sont nécessaires pour assurer une contraction et ils fonctionnent aussi longtemps que le site de liaison actine-myosine est démasqué donc aussi longtemps que la concentration en Ca^{2+} libre sarcoplasmique reste élevée. La relaxation survient lorsque la concentration en Ca^{2+} libre sarcoplasmique diminue et retrouve un niveau bas. Le retour du sarcomère (et donc du muscle) à sa longueur initiale est dû à la fois à la traction exercée par un muscle antagoniste en contraction et à la détente des molécules de titine, véritables ressorts moléculaires mis en compression lors de la contraction.
Nous verrons dans le chapitre 14 les mécanismes cellulaires et moléculaires impliqués dans le déclenchement de la contraction (couplage excitation – contraction).

RÉVISER

L'essentiel

Le myocyte est une cellule différenciée dont le cytosquelette est organisé en faisceaux de myofibrilles constituées d'unités structurales et fonctionnelles : les sarcomères. À l'échelle du sarcomère, le raccourcissement est réalisé par glissement-coulissement de ses myofilaments fins et de ses myofilaments épais. À l'échelle moléculaire, le raccourcissement est réalisé grâce aux têtes de la myosine II qui présentent une activité cyclique nécessitant ATP et Mg^{2+}. En présence d'ions Ca^{2+}, les têtes de myosine se lient aux myofilaments fins d'actine et forment des ponts d'union ; ces ponts d'union convertissent l'énergie libérée par l'hydrolyse de l'ATP en énergie mécanique lors du pivotement des têtes de myosine. La répétition de cette activité cyclique permet le coulissement des myofilaments. L'ensemble de ces événements allant de la molécule de myosine au myofilament, du sarcomère à la myofibrille, du myocyte et finalement au muscle permet les mouvements du squelette sur lequel est inséré le muscle. La contraction du muscle est indissociable de sa cohésion mécanique et de son aptitude à la relaxation.

Attention

- Le raccourcissement du sarcomère est réalisé par glissement des myofilaments ; il n'y a pas de raccourcissement des protéines constituant ces myofilaments.
- La longueur du sarcomère au repos permet un recouvrement optimal des myofilaments fins et épais lors de la contraction.
- Évitez de traiter la contraction musculaire en privilégiant les seuls aspects moléculaires sans liaison avec les fonctionnements du sarcomère, du myocyte et du muscle.
- Dans le fonctionnement du myocyte, la contraction est indissociable de la relaxation. Il suffit d'imaginer l'utilité d'un muscle qui ne ferait que se contracter !
- Au cours de l'activité cyclique d'une tête de myosine, la fixation de l'ATP entraîne la rupture du pont d'union actine-myosine. L'hydrolyse de l'ATP donne à la tête de myosine la « conformation armée à haute énergie » qui lui permettra de pivoter. Le « coup de force » est induit par la libération des produits d'hydrolyse de l'ATP (Pi puis ADP).

Mots-clés

- actine
- actinine
- actomyosine
- ADP
- ATP
- bande A
- bande H
- bande I
- calcium
- Cap Z
- contraction
- cytosquelette
- élasticité
- fibre musculaire striée
- intégrine
- ligament
- ligne M
- myocyte
- myofibrilles
- myofilaments
- myoglobine
- myopathies
- myosine II
- pont d'union
- relaxation
- réticulum sarcoplasmique
- sarcolemme
- sarcomère
- sarcoplasme
- syncytium
- strie Z
- tendon
- titine
- troponine
- tropomyosine
- tubule T

S'ENTRAÎNER

Vrai/faux

	Vrai	Faux
1. Le sarcomère est l'unité structurale et fonctionnelle des myofibrilles.	❑	❑
2. Les myofilaments épais sont fixés aux stries Z.	❑	❑
3. Les têtes de la molécule de myosine ont une activité ATPasique.	❑	❑
4. En présence d'ions calcium, la troponine empêche l'établissement des ponts d'union entre actine et myosine.	❑	❑
5. La présence d'ions calcium dans le sarcoplasme est indispensable à la contraction.	❑	❑

Questions de synthèse

La relation structure/fonction à partir de l'exemple du myocyte.
La contraction du myocyte aux différentes échelles.
Les myofilaments.

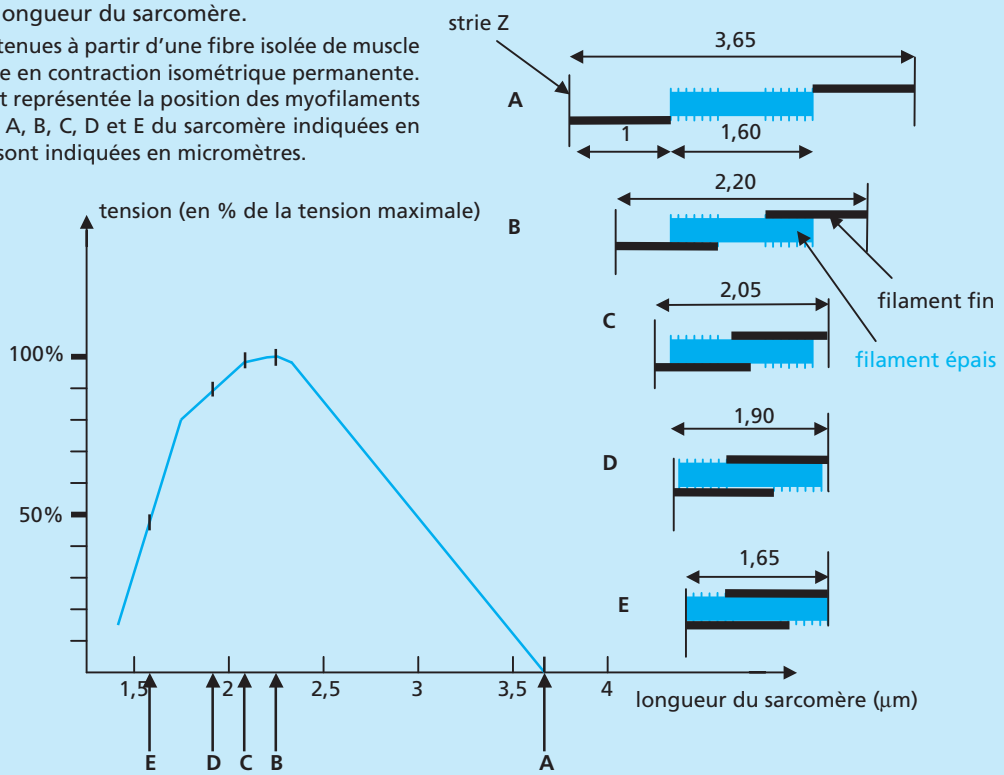
Analyse de documents

Exercice 13.1 : La tension développée par le sarcomère

La figure 13.14 a été obtenue à partir d'une fibre isolée de muscle de grenouille maintenue en contraction isométrique permanente. Sur la partie droite est indiquée la position des myofilaments pour les 5 longueurs de sarcomère A, B, C, D et E indiquées en abscisse. Les distances sont indiquées en µm. Comment expliquer l'évolution de la tension développée au cours du raccourcissement du sarcomère ?

Figure 13.14 Courbe indiquant la tension développée lors d'une contraction isométrique en fonction de la longueur du sarcomère.

Ces données ont été obtenues à partir d'une fibre isolée de muscle de grenouille maintenue en contraction isométrique permanente. À droite de la courbe est représentée la position des myofilaments pour les cinq longueurs A, B, C, D et E du sarcomère indiquées en abscisse. Les longueurs sont indiquées en micromètres.



© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Exercice 13.2 : Étude d'un muscle ordinaire

Dans un muscle ordinaire, on estime le nombre de cellules musculaires par cm^2 de section transversale à 35 000, le nombre de myofibrilles par cellule à 2 800, le nombre de myofilaments épais par myofibrille à 400 par sarcomère, le nombre de têtes de myosine par myofilament épais à 600 (100 × 6) en admettant qu'elles sont absentes sur 160 nm au centre du myofilament puis séparées de 14,4 nm sur une même génératrice et qu'elles sont disposées sur 6 génératrices fonctionnelles.

On considère que dans un muscle strié, l'activité ATPasique du complexe actine-myosine est de 100 molécules de myosine consommées par tête de myosine et par seconde.

1. À l'aide de la figure 13.14 et sachant qu'un tiers des myosines sont actives à la fois, estimez (en kJ) la force maximale possible par cm^2 de section musculaire pour une contraction isolée de une seconde n'impliquant qu'un sarcomère à la fois pour toutes les unités contractiles du cm^2. Justifiez votre méthode de calcul.

Rappels :

– $\Delta G'_0$ ($ATP + H_2O \rightarrow ADP + Pi$) = – 30,5 kJ/mole et N (nombre d'Avogadro) = $6{,}02.10^{23}$.

– L'unité de force est le Newton (N) et l'unité de travail, d'énergie est le Joule (J) avec 1 J = 1N.m ou encore 1N = 1 $J.m^{-1}$.

2. On connaît des animaux ayant des sarcomères de 25 µm de long et développant une force par cm^2 jusqu'à 3 fois plus forte que des muscles ordinaires. Que pensez-vous du modèle simple suggéré précédemment ?

3. Comment le muscle accomplit-il des raccourcissements centimétriques à partir d'un déplacement moléculaire nanométrique ?

Couplage excitation – contraction des fibres musculaires

CHAPITRE 14

Plan

14.1 Cas de la fibre musculaire striée squelettique
14.2 Cas de la fibre myocardique
14.3 Cas de la fibre musculaire lisse

Introduction

Nous avons montré dans le chapitre 13 que la contraction musculaire consiste, à l'échelle moléculaire, en un cycle attachement – pivotement – détachement des têtes des molécules de myosine. Ce cycle nécessite la présence d'ions Ca^{2+} libres en grande quantité dans le sarcoplasme. Or le muscle strié squelettique est incapable de contraction physiologique en absence de stimulation nerveuse, qu'il s'agisse d'une contraction réflexe ou d'une contraction volontaire. Dans ce chapitre, nous répondrons pour le myocyte aux questions suivantes :

- Comment la stimulation nerveuse permet-elle la présence d'ions Ca^{2+} dans le sarcoplasme du myocyte ?
- Comment les ions Ca^{2+} peuvent-ils agir presque simultanément sur toutes les myofibrilles d'une fibre ?
- Comment est modulée la force développée par le muscle ? Ou encore, sous une autre forme, comment sont recrutés les myocytes du muscle ?

Comment cesse la contraction ? Comment le muscle entre t-il en relaxation ?

Nous aborderons d'abord ces divers aspects à l'échelle du myocyte strié squelettique puis nous les étendrons aux cas du cardiomyocyte et de la fibre musculaire lisse afin d'en dégager les singularités.

14.1 CAS DE LA FIBRE MUSCULAIRE STRIÉE SQUELETTIQUE

Les muscles striés squelettiques sont incapables de contractions autonomes. Ils sont innervés par des **nerfs moteurs** constitués de neurones dont les corps cellulaires sont localisés dans la substance grise de la corne ventrale de la moelle épinière. On appelle **motoneurone** ces neurones moteurs ; ils viennent au contact des myocytes au niveau de synapses appelées **jonctions neuromusculaires**. On nomme **unité motrice** (figure 14.1) l'ensemble des myocytes innervés par les ramifications axonales d'un même motoneurone.

Voir TP5

14.1.1 Déclenchement de la contraction à l'échelle du myocyte

Au repos, le myocyte présente une polarisation membranaire de l'ordre de –90 mV ; cela signifie que la face interne du sarcolemme présente un potentiel Vi inférieur de 90 mV à Ve, celui de la face externe (Vi – Ve = – 90 mV). Cette polarisation membranaire (figure 14.2) est appelée **potentiel de repos**, c'est une propriété de la membrane plasmique de toute cellule vivante.

a) Le myocyte dépolarisé entre en contraction

Une fibre musculaire non excitée et placée dans un milieu riche en K^+ entre dans un état de contraction durable même si elle est mise en présence de **tétrodotoxine** (TTX) et de **tétraéthylammonium** (TEA), substances qui bloquent respectivement les canaux Na^+ et les canaux K^+ du sarcolemme et donc tous flux d'ions Na^+ et K^+ susceptibles de dépolariser le sarcolemme. C'est donc la dépolarisation due à l'excès d'ions K^+ dans le milieu qui est ici le stimulus déclencheur de la contraction.

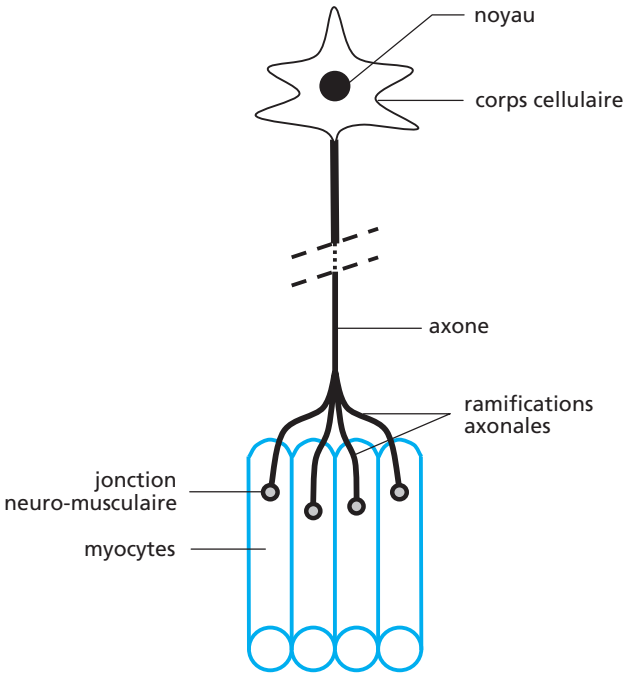


Figure 14.1 Schéma d'une unité motrice.
Le corps cellulaire des motoneurones est situé dans la substance grise de la moelle épinière, au niveau des cornes ventrales. Les axones de ces motoneurones sont situés dans les nerfs rachidiens.

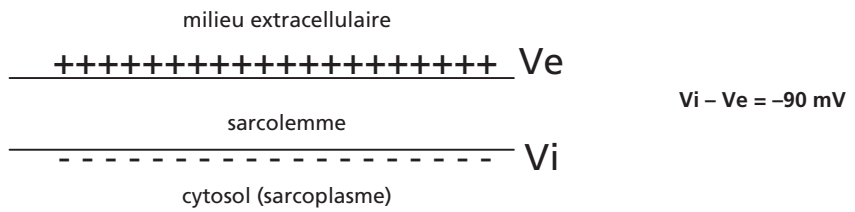


Figure 14.2 Le potentiel de repos du myocyte.
Au repos, la face exoplasmique du sarcolemme présente une polarisation électrique Ve supérieure de 90 mV à celle Vi de la face sarcoplasmique. Cette différence de potentiels est due à une inégale répartition des ions sur les 2 faces du sarcolemme. Cette inégale répartition est due principalement au fonctionnement de la Na^+/K^+-ATPase du sarcolemme et à la présence d'anions imperméants dans le myocyte (anions protéinates).

Comment naît une dépolarisation du sarcolemme dans les conditions physiologiques ?
Les diverses données qui suivent ont déjà été abordées de façon détaillée dans les chapitres 10, 11 et 12 ; elles sont ici rapidement rappelées avec références aux figures correspondantes.

b) Une dépolarisation du sarcolemme naît à la jonction neuromusculaire (figure 14.3)

Voir chapitre 10, figures 10.8 et 10.9

La transmission de l'excitation du motoneurone à la fibre musculaire s'effectue au niveau de la jonction neuromusculaire ou **plaque motrice**, une synapse chimique. Face à la membrane présynaptique de l'axone, le cytoplasme est riche en vésicules présynaptiques remplies du neurotransmetteur **acétylcholine** (ou **ACh**). L'arrivée de potentiels d'action nerveux (PAN) au niveau de la terminaison axonique déclenche l'ouverture de **canaux calciques voltage-dépendants** et l'entrée d'ions Ca^{2+} indispensables à l'exocytose des vésicules d'ACh dans l'espace synaptique. L'ACh diffuse dans l'espace synaptique et se fixe à son récepteur situé dans la membrane post-synaptique ; celle-ci n'est autre que le **sarcolemme** qui présente là de nombreuses invaginations.

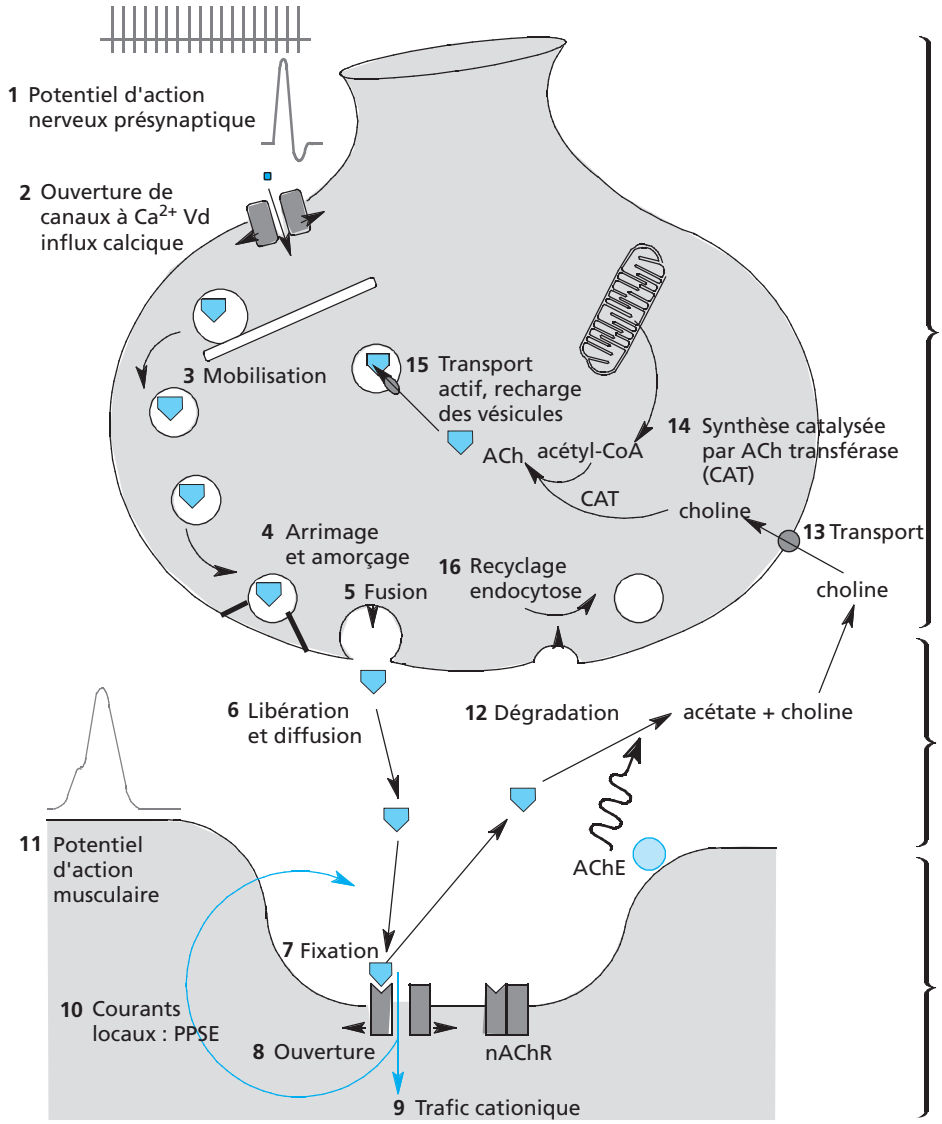


Figure 14.3 Résumé des principaux événements au niveau d'une synapse cholinergique à nAChR.

Le récepteur à ACh est ici un **récepteur nicotinique** car il est stimulable par la nicotine. C'est aussi un **récepteur ionotropique** ou **récepteur canal,** édifice pentamérique dont les cinq sous-unités sont organisées autour d'un canal central. Il comporte deux sous-unités α capables de fixer l'ACh et associées à trois autres sous-unités (β, γ, δ). Il s'ouvre pendant 1 ms après avoir fixé deux molécules d'ACh. Sodium et potassium diffusent alors selon leurs gradients électrochimiques : flux entrant de Na^+ (loin de son potentiel d'équilibre) et, dans une moindre mesure, flux sortant de K^+ (proche de son potentiel d'équilibre) ; c'est donc un **canal cationique chimiodépendant** ou ligand-dépendant. Les mouvements d'ions entraînent une dépolarisation locale et non propagée de la plaque motrice : c'est le **potentiel de plaque motrice** (ou PPM). Le PPM est bien différent d'un potentiel d'action : sa dépolarisation et sa repolarisation sont lentes et son

Voir chapitre 11, figures 11.6, 11.7 et 11.8

Voir chapitre 10, figure 10.13

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

amplitude est déterminée par le nombre de molécules d'ACh libérées. C'est un potentiel électrotonique et comme il entraîne une réponse, c'est un potentiel post-synaptique excitateur (PPSE).
Dans la myasthénie (encart 14.1), l'ACh ne peut plus se fixer à son récepteur qui est éliminé par une réaction auto-immune.

ENCART 14.1

La myasthénie

La myasthénie est une maladie musculaire chronique caractérisée par une faiblesse et une fatigue rapide des muscles volontaires. Elle est due à un défaut de transmission entre les motoneurones et les myocytes au niveau de la jonction neuromusculaire. C'est une maladie auto-immune due à la production d'anticorps dirigés contre les récepteurs nicotiniques à ACh et empêchant la fixation de l'ACh sur le sarcolemme de la plaque motrice.
Elle débute le plus souvent vers 20 ans mais parfois beaucoup plus tard. Son développement peut être soudain, avec faiblesse musculaire généralisée grave, mais le plus souvent, les symptômes sont discrets de sorte que le diagnostic est difficile. Les causes de l'installation de la maladie restent inconnues.

c) Genèse et propagation du potentiel d'action musculaire (PAM) (figure 14.3)

Voir chapitre 10, figure 10.13, et chapitre 12, figure 12.4

Le potentiel d'action musculaire (PAM) n'apparaît qu'à partir d'une dépolarisation seuil du sarcolemme de la plaque motrice (de l'ordre de –50 mV) qui provoque alors la dépolarisation des zones voisines du sarcolemme par ouverture de canaux ioniques voltage-dépendants. Il s'agit alors d'un potentiel d'action de type « tout ou rien » contrairement au PPM. Le PAM est un phénomène comparable au potentiel d'action nerveux par ses caractéristiques (amplitude, durée, variations des conductances ioniques au Na^+ et au K^+) et sa propagation. Sa vitesse de propagation à la surface du sarcolemme est de l'ordre de 2 à 3 m/s. Il se propage donc très rapidement et touche toutes les zones du sarcolemme. Sa propagation se réalise de proche en proche comme dans les fibres amyéliniques ; il irradie dans toutes les directions à partir de la jonction neuromusculaire située au centre du myocyte.

Voir « les fibres amyéliniques », chapitre 12, § 12.4

Dans les conditions normales, chaque potentiel d'action nerveux aboutit à un potentiel d'action musculaire ; on dit qu'il y a **codage** 1/1.
L'effet de l'ACh est limité dans le temps par l'**ACh estérase**, enzyme présente dans l'espace synaptique. En moins de 2 ms, elle hydrolyse l'ACh libre (c'est-à-dire non fixée à son récepteur) et l'ACh fixée à la membrane post-synaptique se détache de son récepteur. Les produits d'hydrolyse (molécules de choline) sont recyclés dans l'élément présynaptique par transport membranaire.

Voir chapitre 10, § 10.3

Le **délai synaptique** (0,3 à 0,6 ms) correspond au temps nécessaire à la séquence d'événements qui se déroulent entre l'arrivée du PAN et la naissance du PAM.

d) Du PAM à la déséquestration du calcium

➤ Données de la microscopie électronique et de l'électrophysiologie

Le sarcolemme forme un ensemble de tubules transverses constituant le **système T**. Ces tubules s'enfoncent très profondément dans les fibres et viennent à proximité immédiate des citernes du réticulum sarcoplasmique plaquées sur les myofibrilles. On appelle **triade** l'ensemble formé par un canalicule du système T accompagné, en coupe, de 2 citernes du réticulum sarcoplasmique (figure 14.4). Les enregistrements électrophysiologiques montrent que le potentiel d'action musculaire se propage jusqu'au sarcolemme des tubules transverses et envahit ainsi tout le myocyte, jusqu'à ses zones les plus profondes.

➤ Déséquestration massive du calcium

L'**aéquorine** est capable de fluorescence lorsqu'elle fixe deux ions Ca^{2+}. Traitée à l'aequorine, une fibre devient luminescente dès qu'elle est stimulée ; l'émission lumineuse et la force développée sont d'autant plus fortes que la stimulation dépolarisante est forte et l'émission lumineuse décroît très rapidement après l'arrêt de la stimulation. Ainsi est démontré le lien entre la

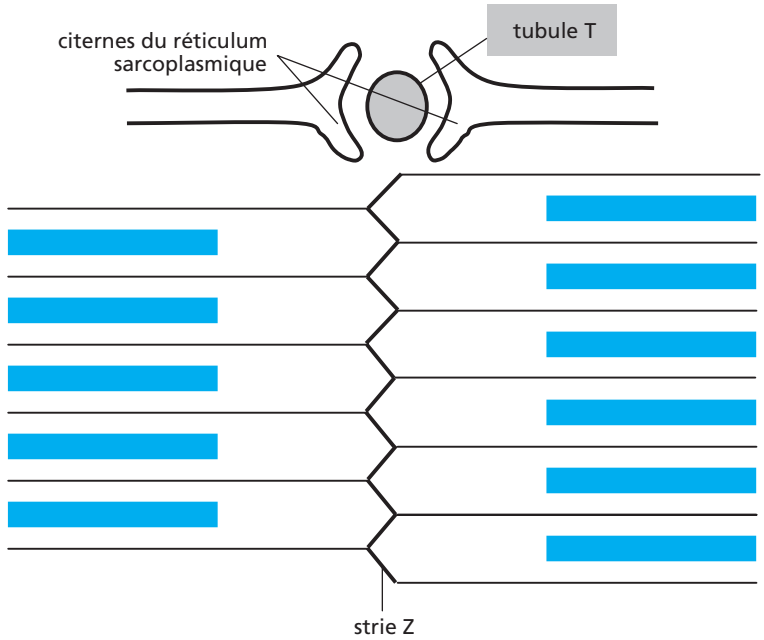


Figure 14.4 Une triade.

Le sarcolemme pénètre profondément dans le myocyte au niveau des stries Z des sarcomères et forme des tubules transverses (tubule T vu ici en coupe transversale) dont la lumière est en continuité avec le milieu extracellulaire. À ce niveau, les tubules T sont à proximité immédiate des citernes du réticulum sarcoplasmique. On appelle triade les figures caractéristiques formées par ces associations.

stimulation expérimentale et la libération des ions Ca^{2+} ; dans les conditions physiologiques est démontré le lien entre PAM et libération d'ions Ca^{2+}.

Quelle est l'origine de ces ions calcium ? Ils ne peuvent provenir du milieu extracellulaire car la diffusion au sein de la fibre musculaire serait trop lente pour envahir tout le myocyte et provoquer la contraction simultanée de toutes les myofibrilles. De plus, l'addition d'un chélateur des ions Ca^{2+} (EDTA) dans le milieu extracellulaire n'abolit pas la secousse d'une fibre stimulée directement. Ces ions Ca^{2+} proviennent des citernes du réticulum sarcoplasmique où ils sont retenus par la **calséquestrine**, une protéine (60 kDa) qui peut fixer jusqu'à 40 ions Ca^{2+} mais qui présente pour lui une faible affinité de sorte que ce calcium peut être libéré facilement.

Comment ces ions sont-ils libérés dans le sarcoplasme (encart 14.2) ?

Le PAM atteint rapidement toute la cellule, pénétrant le long des tubules transverses jusqu'aux triades (figure 14.5). La membrane des tubules T renferme des « **récepteurs à la dihydropyridine** » (ou **DHPR**) car ils sont inhibés par cette drogue. La membrane des citernes du réticulum sarcoplasmique contient des « **récepteurs à la ryanodine** » (ou **RyR1**) car ils sont inhibés par la ryanodine (alcaloïde d'origine végétale) ; ils jouent le rôle de canaux calciques. Dans le myocyte, les citernes du réticulum et les membranes des tubules T sont très proches (espace de 15 nm) ; les RyR1 et les DHPR sont disposés en vis-à-vis et forment des « pieds » à grande densité (jusqu'à 800 pieds par μm^2). Les DHPR fonctionnent en détecteurs de voltage : sous l'effet de la dépolarisation du PAM, ils subissent un changement de conformation qui, par **couplage mécanique**, déclenche l'ouverture des RyR1 (figure 14.6). Le calcium stocké sur la calséquestrine, protéine contenue dans les citernes du réticulum sarcoplasmique, est alors facilement libéré dans le cytosol. Il atteint les myofibrilles et peut alors se fixer à la troponine C, déclenchant la contraction à l'échelle de toutes les têtes de myosine.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

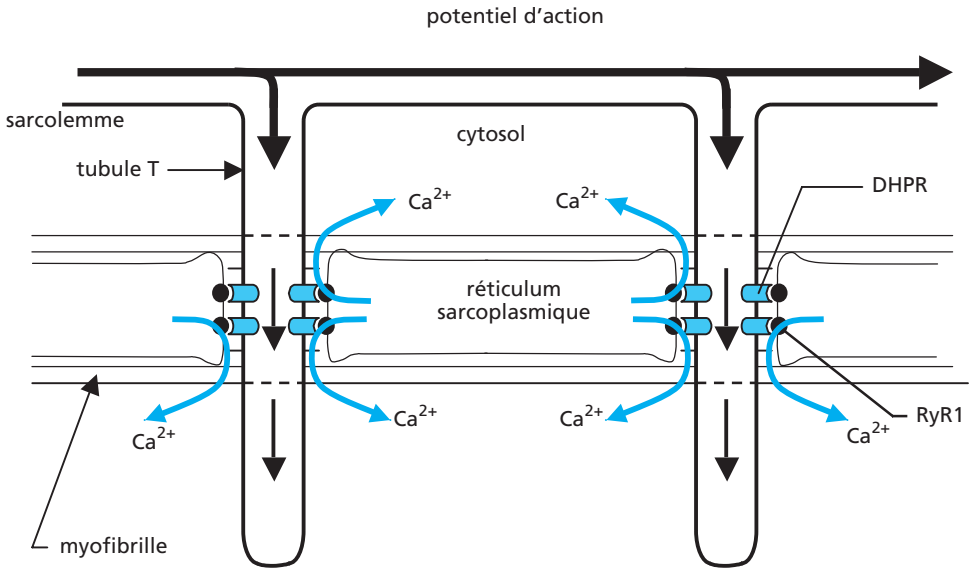


Figure 14.5 Couplage excitation - contraction dans le muscle strié squelettique.
Le passage du potentiel d'action le long du sarcolemme des tubules T entraîne la déséquestration des ions calcium accumulés dans les citernes du réticulum sarcoplasmique. La fixation des ions calcium ainsi libérés sur la sous-unité C de la troponine est l'étape indispensable à la contraction.

ENCART 14.2

Les acteurs membranaires du couplage excitation - contraction

Les « **récepteurs à la dihydropyridine** » ou DHPR ont la structure de canaux calciques de classe L à molécule tétramérique ; ils sont caractéristiques du muscle squelettique. Leur seuil d'activation se situe vers –20 mV et ils s'inactivent lentement d'où l'appellation L (pour *low inactivation*). Ce sont des récepteurs de potentiel sensible au potentiel membranaire (canaux calciques voltage-dépendants). Ils sont mis en jeu lors de l'activation nicotinique et ils participent ici, par **couplage mécanique**, à l'activation des récepteurs à la ryanodine RyR1 (voir ci-dessous). On les nomme aussi canaux calciques Cav 1.1.

Les **canaux calciques Cav 1.3** sont aussi des canaux calciques de classe L mais ils sont caractéristiques des neurones et des cellules endocrines.

Les **canaux calciques RyR1** connus comme « récepteurs à la ryanodine » sont caractéristiques du muscle strié squelettique. Leur molécule est un homotétramère enchâssé dans la membrane du réticulum sarcoplasmique mais l'énorme partie cytosolique de ces RyR1 fait face aux DHPR formant des « pieds ». Le **couplage mécanique** entre DHPR et RyR1 active la fonction canal de RyR1 : les ions Ca^{2+} stockés dans la lumière du réticulum sarcoplasmique passent dans le cytosol et permettent la contraction musculaire par fixation à la troponine C.

Les **canaux calciques RyR2** sont voisins des RyR1 mais ils sont caractéristiques du muscle cardiaque. Leur activation est assurée par une élévation de la concentration des ions Ca^{2+} cytosoliques suite à une augmentation de la perméabilité du plasmalemme. Ce phénomène est appelé *calcium-induced calcium release* (CICR). L'influx de calcium lors du plateau calcique du potentiel d'action du cardiomyocyte induit la libération du calcium séquestré dans les citernes du réticulum sarcoplasmique et le système s'auto-amplifie ou s'auto-active (figures 14.8 et 14.9).

Les aspects moléculaires de la déséquestration des ions calcium impliquant les DHPR (récepteurs à la dihydropyridine) et les RyR1 (récepteurs à la ryanodine) sont détaillés figure 14.6.

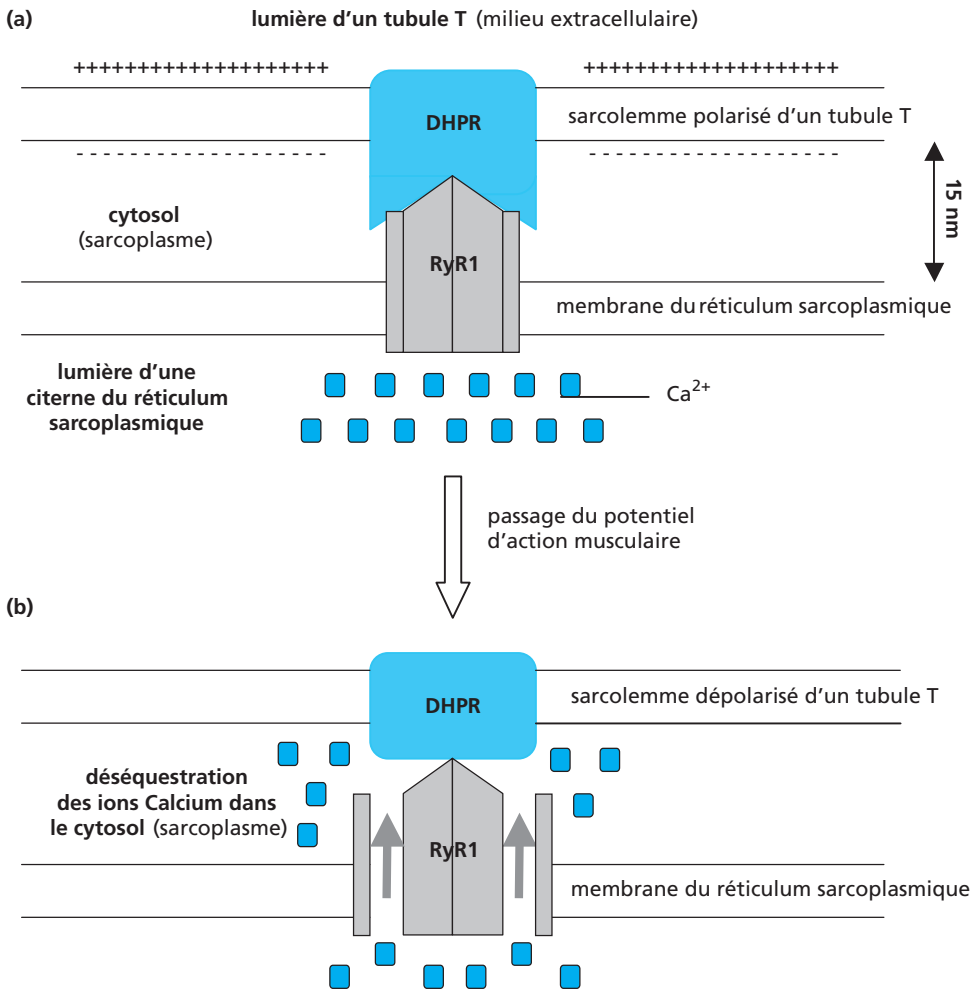


Figure 14.6 Les acteurs moléculaires du couplage excitation - contraction dans le muscle strié squelettique.

(a) Les récepteurs à la dihydropyridine (DHPR) du sarcolemme des tubules T et les récepteurs à la ryanodine (RyR1) de la membrane du réticulum sarcoplasmique sont en contact direct par leurs parties cytosoliques. Ils forment des zones de jonction ou « pieds denses » du fait de leur grande densité.

(b) DHPR est une protéine sensible au voltage : la dépolarisation du sarcolemme modifie sa conformation et ce changement induit par couplage mécanique l'ouverture des canaux calciques RyR1. Les ions calcium accumulés dans le réticulum sarcoplasmique sont alors libérés dans le cytosol et disponibles pour leur fixation sur la troponine C. La contraction est déclenchée.

La contraction du myocyte est donc strictement dépendante des ions calcium séquestrés dans les citernes du réticulum sarcoplasmique.

La séquence des événements peut être résumée comme le montre la figure 14.7.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

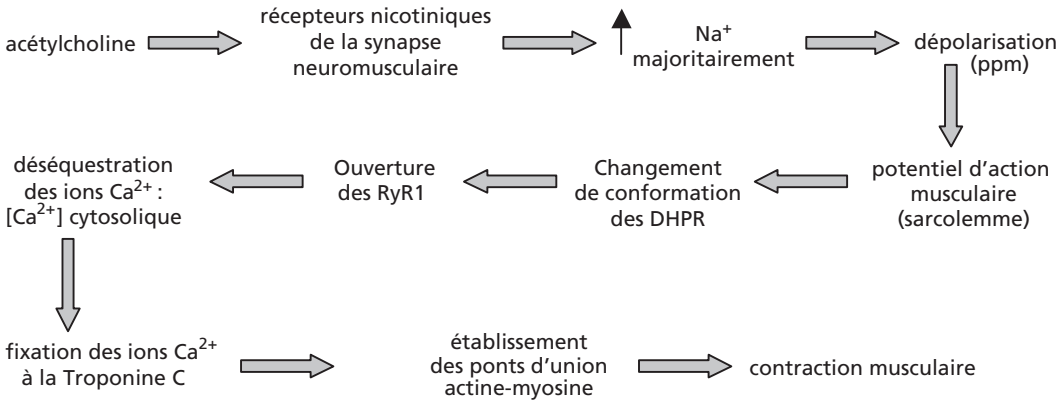


Figure 14.7 Résumé de la séquence des évènements conduisant de la fixation de l'acétylcholine sur son récepteur nicotinique jusqu'à la contraction musculaire.

Plusieurs points importants doivent être notés :

- dans le myocyte au repos, la concentration cytosolique de l'ion calcium est très faible (10^{-8} mol/L) ;
- l'ion calcium est l'**agent de couplage** entre excitation et contraction ;
- la contraction est strictement dépendante du calcium des citernes du réticulum donc du calcium intracellulaire ;
- l'importance physiologique du système T : ces très nombreux tubules sont régulièrement disposés et pénètrent dans la fibre au niveau de chaque sarcomère (à proximité de la jonction des bandes A et des bandes I). Ainsi, ils permettent la déséquestration généralisée des ions Ca^{2+} dans toute la cellule. Tous les sarcomères de toutes les myofibrilles se contractent de manière presque synchrone.

Imaginez la contraction d'une fibre striée squelettique dépourvue de système T… la déséquestration du calcium y serait lente, progressive et les dimensions de la fibre interdiraient la contraction synchronisée des sarcomères et des myofibrilles.

14.1.2 Déclenchement de la contraction à l'échelle du muscle strié squelettique

a) Recrutement des myocytes

Un muscle strié squelettique est formé de nombreuses fibres groupées en unités motrices (figure 14.1) qui reçoivent les terminaisons axonales d'un seul neurone moteur ou motoneurone issu de la corne ventrale de la moelle épinière (TP5). Le recrutement d'un plus ou moins grand nombre d'unités motrices permet de graduer la force de contraction. Le nombre de fibres par unité motrice est variable selon le type de muscle : important pour la plupart des muscles (700-800 pour le biceps du bras), il peut être beaucoup plus faible pour les muscles exécutant des mouvements très précis (une douzaine pour les muscles oculomoteurs).

b) Secousse musculaire et tétanos

Un stimulus unique (PAN) déclenche un PAM (codage 1/1) suivi d'une secousse musculaire brève apparaissant avec une latence de 20 à 200 ms qui dépend beaucoup du type de fibre musculaire. La force développée n'est pas la force maximale car le calcium est très vite réabsorbé par les citernes du réticulum. En revanche, la durée de la secousse est très longue comparée à celle du PAM. La libération de calcium étant un phénomène sommable, la fusion de secousses musculaires élémentaires est possible en cas de stimulations répétées proches. La force développée est alors beaucoup grande : c'est la **contraction tétanique** ou **tétanos** (figure 14.8). C'est le mode de contraction le plus courant dans les mouvements usuels. Si le

tétanos est maintenu trop longtemps, il peut apparaître une baisse de la force développée correspondant à la **fatigue musculaire** (manque d'ATP).

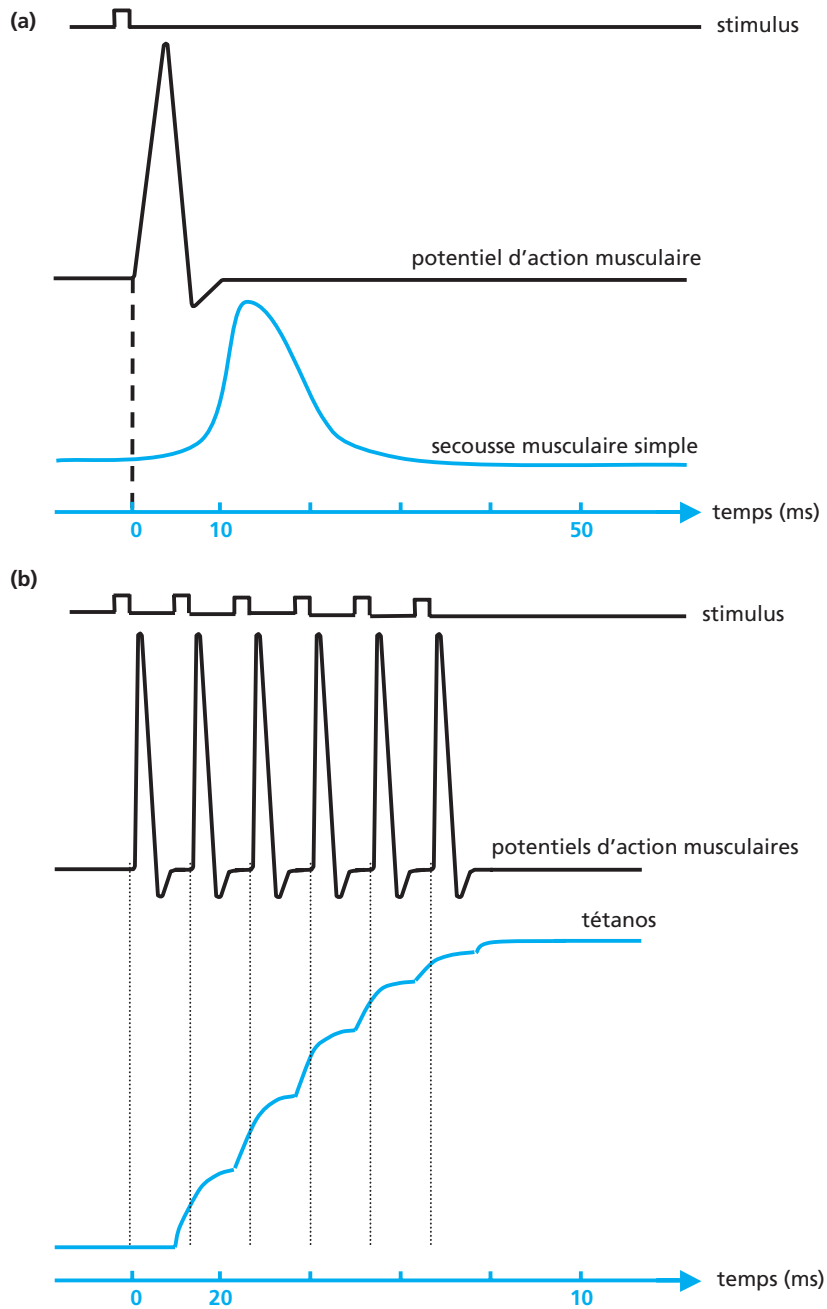


Figure 14.8 Secousse musculaire et tétanos.

Il est possible de stimuler le muscle ou le myocyte, par exemple à l'aide d'électrodes (stimulus électrique). **(a)** Un stimulus unique déclenche un potentiel d'action unique suivi – après latence – d'une secousse musculaire brève. **(b)** Des stimulus répétés et rapprochés dans le temps conduisent à une sommation des contractions et au développement d'une force élevée et de longue durée : c'est le tétanos.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

14.1.3 Relaxation

Elle nécessite :
- l'arrêt de la stimulation nerveuse ;
- la séquestration du calcium.

C'est ce dernier point que nous allons détailler.

a) Séquestration du calcium

Le relâchement se produit lorsque la concentration en Ca^{2+} libre sarcoplasmique diminue et retrouve un niveau bas. Comment ce niveau bas est-il réalisé ?
Dès que l'excitation nerveuse cesse, le retour du calcium dans les citernes du réticulum sarcoplasmique est réalisé par des **Ca^{2+}-ATPases** de la membrane du réticulum ; elles pompent deux ions calcium par molécule d'ATP hydrolysée. Ce transport de calcium s'effectue contre un gradient de concentration de 1 pour 1 000. Il est électriquement neutre puisqu'un ion Ca^{2+} est échangé contre 2 ions monovalents (Na^+, H^+). Dans les citernes du réticulum sarcoplasmique, le calcium est retenu par la **calséquestrine** (60 kDa), une protéine qui peut fixer jusqu'à 40 ions Ca^{2+} mais qui présente pour lui une faible affinité de sorte que ce calcium pourra être libéré facilement lors d'une nouvelle excitation. Ainsi, les ions Ca^{2+} liés à la **troponine C** s'en détachent ; il est d'abord complexé par diverses protéines du cytosol (ex. : la **parvalbumine**) dont l'affinité pour Ca^{2+} est intermédiaire entre celles de la troponine C et celle de la Ca^{2+}-ATP ase puis il est séquestré dans le réticulum.

b) Retour à la longueur initiale

Ce retour repose sur l'élasticité du muscle.
À l'échelle du sarcomère, l'existence de filaments protéiques élastiques est connue ; c'est le cas de la **titine**, protéine géante (plus d'1 µm de long !) qui s'étend de la strie Z à la bande M et longe les myofilaments épais. Cette molécule possède une longue série de domaines de type immunoglobuline et agit comme un ressort moléculaire mis en compression lors de la contraction. Quand la contraction cesse, elle contribue au retour du sarcomère à sa longueur initiale. À cela, il faut ajouter l'effet extenseur de la contraction d'éventuels muscles antagonistes.

Voir « le sarcomère » chapitre 13, figure 13.10

14.2 CAS DE LA FIBRE MYOCARDIQUE

À la différence du muscle strié squelettique, le muscle cardiaque se contracte en l'absence de toute stimulation nerveuse ; on parle d'**automatisme cardiaque**. Cet automatisme cardiaque est dû à l'existence de cellules cardiaques capables de dépolarisation et de repolarisation spontanées ; ces cellules forment le **tissu nodal** ou **tissu cardionecteur**. Leurs dépolarisations transmises de proche en proche à tout le myocarde sont les impulsions déclenchant le potentiel d'action des **cardiomyocytes** et leur contraction.
Cela étant, le cœur est un muscle innervé et son activité est modulée par le SNNV. Ce qui suit complète les données sur le cœur du chapitre 16.

14.2.1 Fibre musculaire cardiaque (ou cardiomyocyte)

a) Caractéristiques cytologiques

Voir TP5

À la différence du myocyte, le cardiomyocyte est une cellule courte (jusqu'à 200 µm de long pour 10 à 20 µm de diamètre) et de forme digitée de sorte que les cardiomyocytes sont disposés en réseau tridimensionnel. C'est une cellule uninucléée aux très nombreuses mitochondries ; comme le myocyte, elle possède un cytosquelette formé de faisceaux de myofibrilles constituées de sarcomères, un réticulum endoplasmique et des tubules transverses établissant des associations de type triades.

Voir chapitre 17

b) Potentiel d'action myocardique

À la différence des potentiels d'action nerveux et musculaire, le potentiel d'action myocardique présente une longue phase de dépolarisation appelée **plateau calcique**. Au cours de ce

plateau calcique, un flux de calcium extracellulaire pénètre dans le cytosol grâce à l'ouverture de canaux calciques lents appelés **Cav 1.2** (ils sont voisins des canaux Cav 1.1 du myocyte).

14.2.2 Couplage excitation – contraction du cardiomyocyte

Comme dans le myocyte, le potentiel d'action se propage à toute la membrane plasmique et pénètre au niveau des tubules T. La membrane qui borde les tubules T possède aussi des « **récepteurs à la dihydropyridine** ». Ces DHPR jouent ici le rôle de canaux calciques lents voltage-dépendants et ils sont activés au passage du potentiel d'action ; il en résulte un flux entrant de calcium extracellulaire dans le cytosol (figure 14.9). Ce flux calcique déclenche l'ouverture de canaux calciques de la membrane du réticulum appelés RyR2. Les **canaux calciques RyR2** sont voisins des RyR1 mais ils sont spécifiques du muscle cardiaque. Leur activation est assurée par une élévation des ions Ca^{2+} cytosoliques (figure 14.10) suite à une augmentation de la perméabilité du plasmalemme. Ce phénomène est appelé ***calcium-induced calcium release*** (CICR). L'influx de calcium lors du plateau calcique du potentiel d'action du cardiomyocyte induit la libération du calcium séquestré dans les citernes du réticulum sarcoplasmique et le système s'auto-amplifie ou s'auto-active.

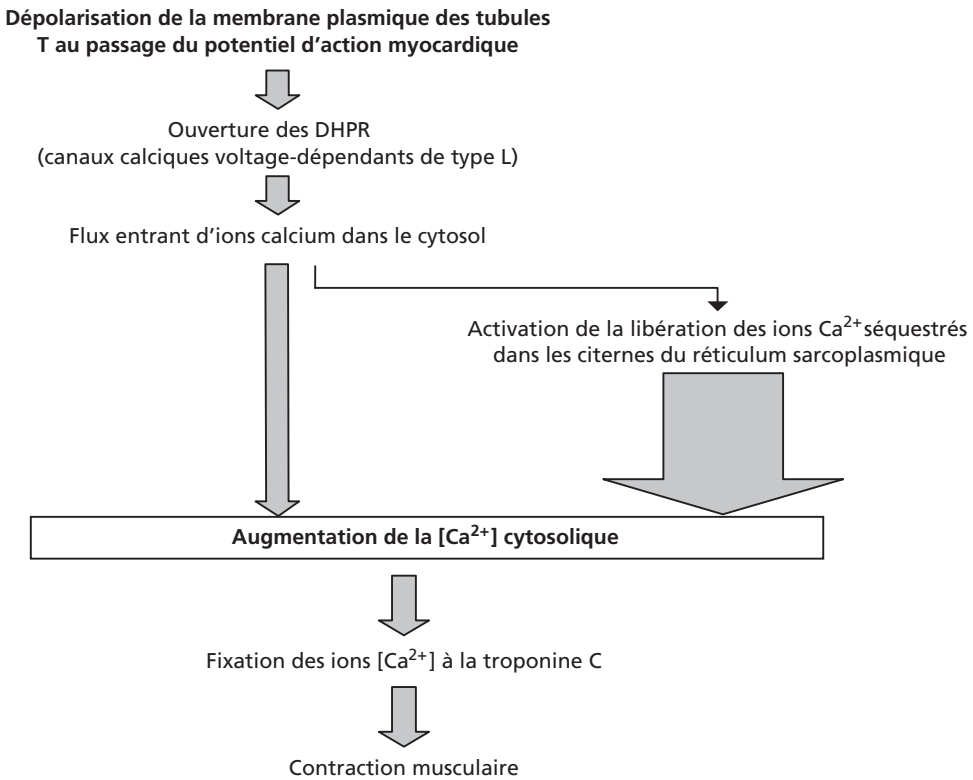


Figure 14.9 Séquence des évènements permettant le couplage excitation - contraction dans le muscle strié myocardique.

Pendant le plateau calcique du potentiel d'action myocardique, un flux entrant d'ions calcium déclenche la libération des ions calcium contenus dans les citernes du réticulum sarcoplasmique. La participation directe de ce flux entrant à l'augmentation de la $[Ca^{2+}]$ cytosolique est très modeste en regard de la désequestration des ions Ca^{2+} qu'elle induit mais ce flux entrant est indispensable ; il est parfois appelé « gâchette calcique ». En ce sens, le cardiomyocyte diffère du myocyte dans la mesure où sa contraction est totalement dépendante des ions calcium du milieu extracellulaire.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

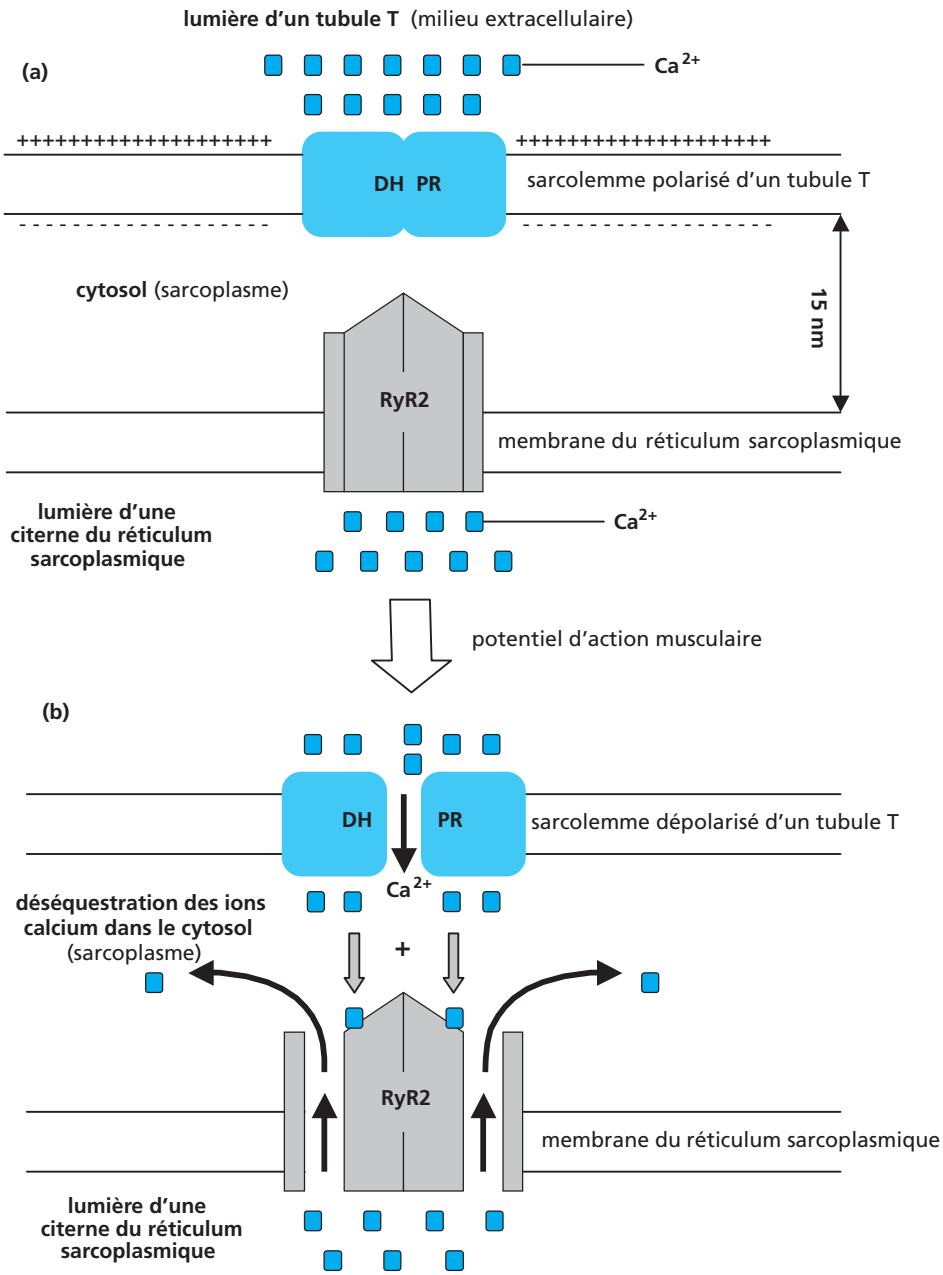


Figure 14.10 Les acteurs moléculaires du couplage excitation - contraction dans le muscle strié myocardique.

Dans le muscle cardiaque, le récepteur à la dihydropyridine (DHPR) est un canal calcique de type L sensible au voltage. **(a)** Ce DHPR s'ouvre quand la membrane des tubules se trouve dépolarisée lors du passage du potentiel d'action myocardique. Pendant cette période d'ouverture, le flux entrant d'ions calcium active la libération des ions calcium contenus dans les citernes du réticulum sarcoplasmique. **(b)** Ce sont les ions calcium qui déclenchent ensuite l'ouverture des récepteurs à la ryanodine (RyR2) de la membrane du réticulum sarcoplasmique selon un processus appelé *calcium-induced calcium-release* (CICR).

Deux points importants doivent être notés ici :

- la double origine du calcium cytosolique déclenchant la contraction ; cependant, sur le plan quantitatif, le calcium déséquestré du réticulum endoplasmique est de loin prépondérant ;
- la contraction reste ici strictement dépendante du flux calcique entrant lors du plateau calcique, flux entrant indispensable à l'amorçage du CICR (certains auteurs parlent de **gâchette calcique**).

14.2.3 Relaxation du cardiomyocyte

Le cardiomyocyte (et donc le myocarde) entre en relaxation lorsque la concentration en Ca^{2+} libre cytosolique diminue et retrouve un niveau bas. Comment ce niveau bas est-il atteint ? Trois systèmes interviennent ici en parallèle.

1. Le plus important est constitué par la **Ca^{2+}-ATPase** de la membrane du réticulum qui pompe deux ions calcium par molécule d'ATP hydrolysée ; il assure le retour du calcium dans les citernes du réticulum sarcoplasmique ;

Les deux autres sont des systèmes de transport de la membrane plasmique qui rejettent les ions calcium hors de la cellule ; il s'agit de :

2. la Ca^{2+}-ATPase ;

3. l'échangeur Na^+/Ca^{2+} qui rejette un ion Ca^{2+} pour l'entrée de trois ions Na^+.

14.3 CAS DE LA FIBRE MUSCULAIRE LISSE

Les cellules musculaires lisses sont localisées dans la paroi des organes creux (muqueuse du tube digestif, paroi des vaisseaux sanguins, conduits des appareils respiratoire et appareil uro-génital : bronches, utérus…). Leur contraction entraîne une diminution du diamètre de ces organes tubulaires ; elle est appellée vasoconstriction lorsqu'elle affecte les artères musculaires et les artérioles.

14.3.1 Contraction de la fibre musculaire lisse (ou muscle lisse)

a) Structure de la fibre musculaire lisse

Voir TP5

Il s'agit de cellules véritables avec un unique noyau central. Allongées, fusiformes, elles sont de dimensions modestes (20 à 200 µm de long pour 1 à 20 µm de large) comparées aux fibres musculaires squelettiques ; elles sont groupées en faisceaux.

La structure des cellules musculaires lisses est beaucoup moins organisée que celles des muscles striés. Les protéines contractiles ne constituent pas, comme dans le muscle strié, des myofibrilles et des sarcomères. Il n'y a donc pas de striation transversale (d'où le nom de **muscle lisse**). Néanmoins, il existe un assemblage de longs filaments épais de myosine (myosine II) répartis parmi les filaments fins d'actine.

Les mitochondries et le réticulum endoplasmique sont faiblement développés ainsi que les protéines contractiles groupées en faisceaux entrecroisés et attachées à la membrane plasmique au niveau de jonctions d'attachement.

La membrane plasmique est dépourvue de système T et présente un grand nombre de canaux calcium. La contraction est déclenchée à la fois par une entrée de calcium extracellulaire et grâce au calcium d'origine sarcoplasmique.

b) Contraction

Elles sont spécialisées dans des contractions très lentes, longues, de basse puissance et leur consommation d'ATP est beaucoup plus faible que celle du myocyte du muscle strié squelettique. Leurs contractions sont indépendantes de la volonté (ex. : contractions intestinales, contractions utérines) et répondent à un automatisme.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

14.3.2 Couplage excitation-contraction chez la fibre musculaire lisse

a) Intervention et mode d'action du calcium

➤ Contraction

Contrairement aux muscles striés, les muscles lisses ne comportent pas de troponine C mais c'est bien le calcium – dont la cible principale est une protéine cytosolique : la calmoduline (17 Kda) – qui assure le couplage excitation-contraction.

Le cycle attachement/détachement des ponts actine-myosine et l'activité ATPasique de la myosine ne se produisent que si les chaînes légères de myosine (MLC) sont phosphorylées. Cette phosphorylation est sous la dépendance d'une MLC-kinase, elle-même activée par la calmoduline après qu'elle ait fixé quatre ions Ca^{2+}. Cette suite de réactions en cascade explique la lenteur et la durée des contractions du muscle lisse (figure 14.11).

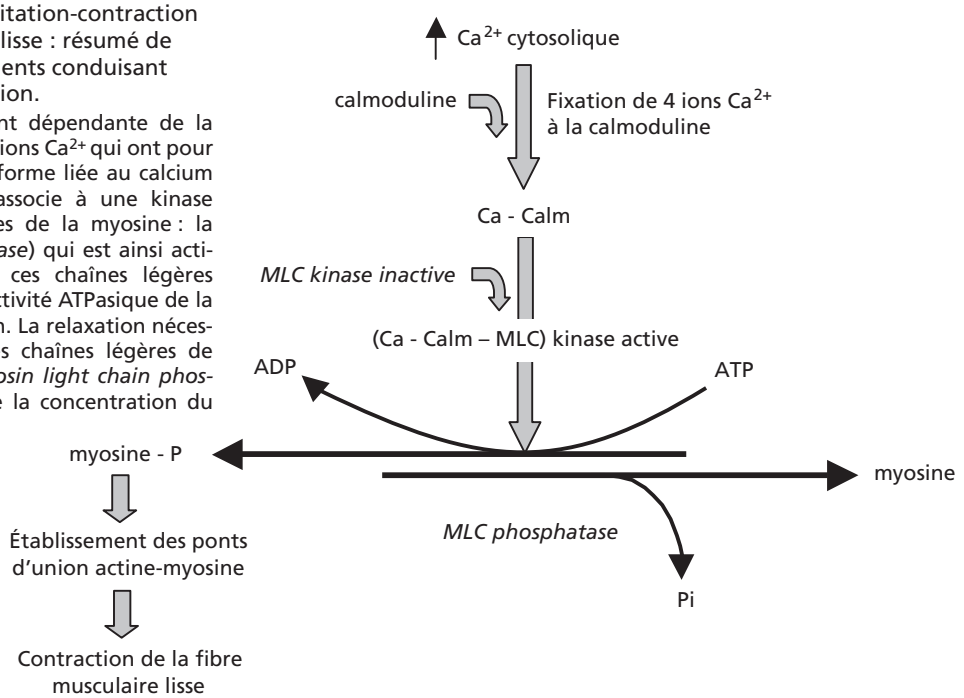


Figure 14.11 Couplage excitation-contraction dans la fibre musculaire lisse : résumé de la séquence des évènements conduisant à la contraction.

La contraction est étroitement dépendante de la concentration cytosolique des ions Ca^{2+} qui ont pour cible la calmoduline. Sous sa forme liée au calcium (Ca-Calm), la calmoduline s'associe à une kinase spécifique des chaînes légères de la myosine : la MLCK (*myosin light chain kinase*) qui est ainsi activée. La phosphorylation de ces chaînes légères permet l'augmentation de l'activité ATPasique de la myosine et donc la contraction. La relaxation nécessite la déphosphorylation des chaînes légères de myosine par une MLCPh (*myosin light chain phosphatase*) ou la diminution de la concentration du Ca^{2+} libre cytosolique.

➤ Relaxation

L'arrêt de la contraction survient soit par déphosphorylation des chaînes légères de myosine (MLC) par une MLC-phosphatase, soit par diminution de la concentration du Ca^{2+} libre cytosolique.

La MLC-phosphatase est activée par une phosporylation assurée plusieurs kinases cytosoliques telles que la PKA (AMPc dépendante) et la PKG1 (GMPc dépendante). La diminution de la concentration du Ca^{2+} libre cytosolique est assurée par la Ca^{2+}-ATPase de la membrane du réticulum ainsi que par la Ca^{2+}-ATPase et l'échangeur Na^{+}/Ca^{2+} de la membrane plasmique.

Si les ponts actine-myosine sont détachés, le relâchement est immédiat. S'ils sont attachés, leur détachement est très ralenti conduisant alors à un état de contraction tonique prolongée (*latch state* ou « état cadenassé »). Ceci est surtout fréquent chez les muscles lisses à contraction tonique comme le muscle lisse des parois vasculaires.

b) Différents couplages

Il existe deux modes de couplage conduisant à l'augmentation du Ca^{2+} libre dans la fibre musculaire lisse.

➤ Couplage électromécanique

Il y a dépolarisation membranaire sous l'effet d'une stimulation mécanique (étirement) ou sous l'effet d'une stimulation nerveuse. Cette dépolarisation conduit à l'ouverture de canaux Ca^{2+} dépendants du voltage et à un influx de Ca^{2+} venant du milieu extracellulaire.

Voir « intervention de la voie IP3-DAG »,chapitre 11, chapitre 18 § 18.X et chapitre 19, § 19.X

➤ Couplage chimiomécanique

Il n'y a pas forcément dépolarisation membranaire. Sous l'action de biomolécules (hormones, neurotransmetteurs, drogues), il y a soit déséquestration du Ca^{2+} contenu dans le réticulum, soit influx de Ca^{2+} venant du milieu extracellulaire.

En résumé, les muscles striés apparaissent capables de contractions rapides. Cela est dû à la déséquestration généralisée très rapide des ions calcium dans tout le cytosol de la cellule, calcium intervenant directement dans l'établissement des ponts d'union entre les myofilaments.
Dans le muscle lisse, les contractions restent dépendantes du calcium mais celui-ci intervient en amont d'une cascade de réactions expliquant leur lenteur.

RÉVISER

L'essentiel

Dans tous les types de muscles, l'ion calcium apparaît comme l'agent de couplage déclenchant le glissement des filaments et donc la contraction. L'origine des ions calcium diffère selon le type de muscle.
Chez les muscles striés (myocyte et cardiomyocyte), le calcium est séquestré dans le réseau sarcoplasmique. Pour le myocyte, la contraction est strictement dépendante de la déséquestration des stocks sarcoplasmiques induite par la dépolarisation du sarcolemme des tubules T. Chez le cardiomyocyte, la déséquestration des stocks sarcoplasmiques d'ions calcium est induite par le flux calcique entrant au cours du plateau calcique du potentiel d'action myocardique ; en ce sens, la contraction du cardiomyocyte est totalement dépendante du calcium extracellulaire. Enfin, chez le muscle lisse dont le réticulum sarcolasmique est peu développé, les ions calcium ont une double origine, extracellulaire et sarcoplasmique.
Dans tous les cas, la relaxation du muscle nécessite le retour à son niveau le plus bas de la concentration cytosolique des ions calcium ; elle est réalisée par séquestration dans les citernes du réticulum sarcoplasmique (tous types de muscles) et par rejet dans le milieu extracellulaire (cardiomyocyte, muscle lisse).

Attention

- Une unité motrice est constituée par un motoneurone et tous les myocytes qu'il innerve ; ces myocytes sont donc tous mis en jeu simultanément.
- La force musculaire n'est pas augmentée par un accroissement de la quantité d'ATP dans les myocytes mais par l'augmentation du nombre d'unités motrices activées et par une excitation accrue de ces unités motrices.
- Ne confondez pas tétanos (ou contraction tétanique) avec le *tétanos*, toxi-infection due à la toxine tétanique produite par *Clostridium tetani*. Cette infection aboutit à la paralysie des muscles en état de contraction. Les cas mortels sont estimés à environ 500 000/an dans le monde.
- Le potentiel d'action musculaire n'est pas directement responsable de la contraction du myocyte ; il ne fait qu'induire la déséquestration des ions calcium.

Mots-clés

- acétylcholine
- ACh estérase
- æquorine
- ATP
- Ca^{2+}-ATPase
- calcium
- *calcium- induced calcium release* CICR
- calséquestrine
- cardiomyocyte
- chaîne légère de myosine, MLC
- contraction
- couplage
- délai synaptique
- DHPR
- excitation
- fibre musculaire lisse
- motoneurone
- myocyte
- nerf moteur
- potentiel de plaque motrice
- potentiel de repos
- récepteurs à la dihydropyridine
- récepteurs à la ryanodine
- récepteur canal
- récepteur ionotropique
- récepteur nicotinique
- réticulum sarcoplasmique
- RyR
- sarcolemme
- système T
- tétanos
- tétraéthylammonium, TEA
- tétrodotoxine
- titine
- triade
- troponine C
- unité motrice.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

S'ENTRAÎNER

Vrai/faux

	Vrai	Faux
1. Les tubules transverses s'ouvrent dans les citernes du réticulum sarcoplasmique.	❑	❑
2. Les tubules libèrent des ions calcium dans le myocyte ce qui déclenche la contraction.	❑	❑
3. Le réticulum sarcoplasmique peut séquestrer, libérer et capter activement des ions calcium.	❑	❑
4. Chez le myocyte au repos, la concentration cytosolique des ions calcium est très faible.	❑	❑
5. La fixation des ions calcium sur les molécules de myosine est indispensable à la contraction.	❑	❑

Questions de synthèse

Les membranes du myocyte.

Importance de l'ion calcium dans les cellules musculaires striées.

Naissance et propagation du potentiel d'action musculaire.

Analyse de documents

Les 2 exercices ci-dessous abordent la répartition du calcium et les flux calciques dans le myocyte.

Exercice 14.1

Parmi les éléments déclenchants d'une contraction musculaire, les ions calcium Ca^{2+} jouent un rôle déterminant. Leur concentration est précisément contrôlée dans le cytoplasme des cellules excitables. La mesure de la concentration de part et d'autre de la membrane plasmique d'une cellule au repos donne les valeurs moyennes suivantes :
$[Ca^{2+}]$cytosolique = 0,1 µmol/L et $[Ca^{2+}]$extracellulaire = 1,5 mmol/L

1. Connaissez-vous des anions cellulaires susceptibles d'interagir avec les ions calcium dans le cytoplasme ? Proposez des hypothèses pouvant expliquer une si faible concentration en calcium cytosolique.

On peut essayer d'estimer grossièrement le nombre d'ions calcium additionnels permettant une augmentation de la concentration en calcium cytosolique de 10^{-7}mol/L à 2.10^{-6} mol/L en assimilant une cellule à une sphère d'environ 20 µm de diamètre.

2. À combien est égale cette valeur ? Ce mode de calcul a-t-il tendance à sur- ou à sous-estimer la valeur réelle et pourquoi ?

NB: volume d'une sphère $V = 4/3\ \pi R^3$ avec R = rayon de la sphère.

3. En tenant compte de cette valeur, pouvez-vous compléter les hypothèses que vous avez émises précédemment et proposer un intérêt à l'utilisation des ions calcium en tant que messager cellulaire dans les systèmes biologiques ?

Exercice 14.2

1. Rappelez la valeur moyenne de la ddp membranaire (exprimée en mV) d'une cellule excitable et précisez le sens dans lequel aura tendance à se faire la diffusion des ions Ca^{2+}.

2. Une étude des transporteurs impliqués dans les flux sortant de Ca^{2+} d'une cellule excitable au repos est faite en faisant varier la concentration en Ca^{2+} cytosolique (figure 14.12).

D'après l'analyse du document, que pouvez-vous dire des mécanismes de transport des ions Ca^{2+} hors de la cellule, pour une cellule au repos et dans des conditions de $[Ca^{2+}]$ cytosolique physiologiques ? Schématisez une membrane plasmique avec les transporteurs de Ca^{2+} que vous connaissez.

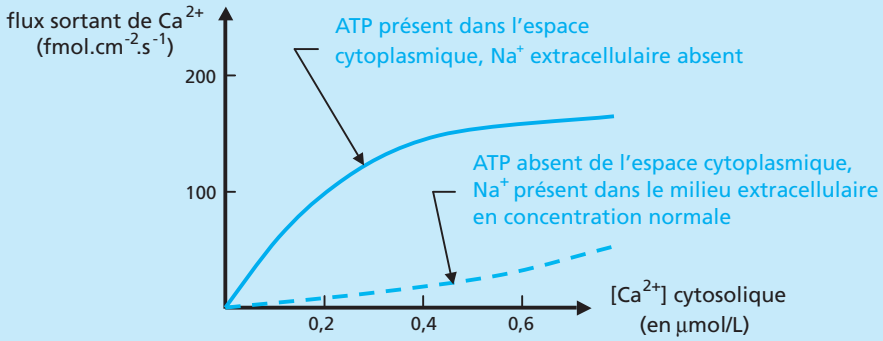


Figure 14.12 Sortie de calcium en fonction de sa concentration cytosolique.
Dans cette expérience, la composition du milieu intracellulaire est précisément contrôlée ; sa concentration en Na^+ est normale, par contre, sa concentration en Ca^{2+} est imposée par dialyse. Remarques : fmol = femtomole = $.10^{-15}$ mole. En absence d'ATP dans l'espace cytoplasmique et en absence de Na^+ extracellulaire, il n'y a pas de flux sortant de Ca^{2+} (ce cas n'est pas représenté).

3. La digitaline entraîne l'augmentation du $[Ca^{2+}]$cytosolique. Expliquez comment sachant qu'elle inhibe la Na^+/K^+-ATPase.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Activité cellulaire et métabolique de la fibre striée squelettique

CHAPITRE 15

Plan

15.1 Analyse du métabolisme du muscle strié squelettique
15.2 Production de l'ATP dans le myocyte
15.3 Différents types de fibre musculaire striée squelettique
15.4 Ressources énergétiques du myocyte

Introduction

Nous avons montré au chapitre 13 que le muscle transforme de l'énergie chimique (ATP) en énergie mécanique et en chaleur. D'autre part, nous avons étudié au chapitre 7 de l'ouvrage de 1re année, les voies du catabolisme énergétique productrices d'ATP : les deux voies réalisées dans le cytosol que sont la glycolyse et la fermentation lactique ainsi que la voie mitochondriale de la respiration aérobie (cycle de Krebs, chaîne respiratoire).

Dans ce chapitre, nous abordons les mécanismes énergétiques propres au myocyte à travers les questions suivantes :

- Quelles sont les voies de production de l'ATP dans le myocyte ?
- Ces voies de production sont-elles identiques pour tous les myocytes et tous les muscles ?
- Quels sont les substrats énergétiques à l'origine de la production d'ATP ?
- Comment la vascularisation du muscle participe-t-elle à tout cela ?

15.1 ANALYSE DU MÉTABOLISME DU MUSCLE STRIÉ SQUELETTIQUE

Le métabolisme énergétique du muscle squelettique peut être évalué par la consommation de dioxygène d'un sujet en fonction de la durée et de l'intensité de l'exercice musculaire.

15.1.1 Consommation de dioxygène par le muscle squelettique

a) Consommation selon l'intensité de l'exercice

La figure 15.1 présente la consommation de dioxygène en fonction de l'intensité de l'exercice musculaire. Pour un exercice faible ou modéré (moins de 250 W), et quand le régime stationnaire est atteint, la consommation de dioxygène est proportionnelle au travail musculaire. Au delà, ce n'est plus le cas ; la consommation de dioxygène et le travail musculaire tendent rapidement vers leurs valeurs maximales.

Ceci indique que la respiration mitochondriale participe au travail musculaire en fournissant l'ATP nécessaire mais que cette production atteint un maximum qui limite le travail mécanique que peut fournir le muscle. Ceci sera détaillé au § 15.2.

b) Déficit et dette en dioxygène

La figure 15.2 montre les variations de la consommation de dioxygène au cours d'un exercice d'intensité moyenne (150 W) bien supporté. Au début d'un tel exercice, la consommation de dioxygène augmente progressivement puis atteint un plateau après un délai de 3 à 10 minutes selon les individus. Pendant ce plateau, le métabolisme énergétique aérobie fournit toute l'énergie nécessaire. Au début de l'exercice, les besoins énergétiques ne sont donc pas couverts par l'utilisation du dioxygène et il existe là un **déficit en dioxygène** mais cela signifie aussi que des voies énergétiques non aérobies interviennent.

Après la fin de l'exercice, il faut attendre plusieurs minutes pour que la consommation de dioxygène retrouve son niveau initial. Ce supplément d'oxygène consommé est appelé **dette en dioxygène** (ou « dette en oxygène ») ; il correspond au paiement du déficit initial.

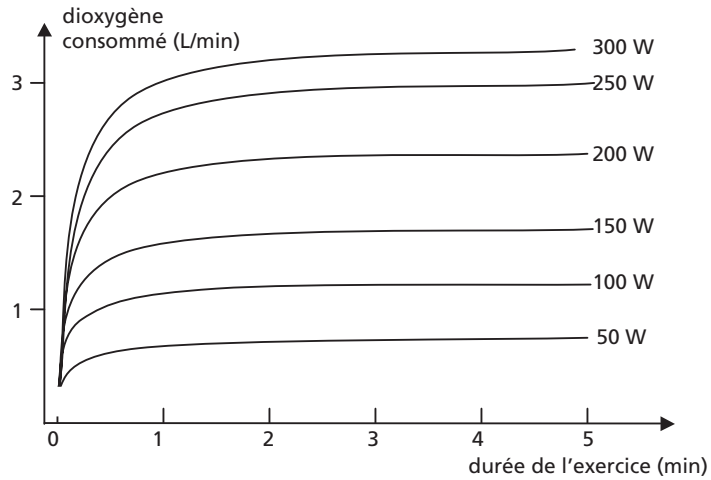


Figure 15.1 Consommation de dioxygène en fonction de l'intensité de l'exercice musculaire.

L'intensité de l'exercice est évaluée en watts (W), c'est-à-dire en Joule par seconde sachant que le Joule est l'unité d'énergie ou de travail (1J = 1 N.m). À titre indicatif, un athlète entraîné peut fournir un effort de l'ordre de 350 W.

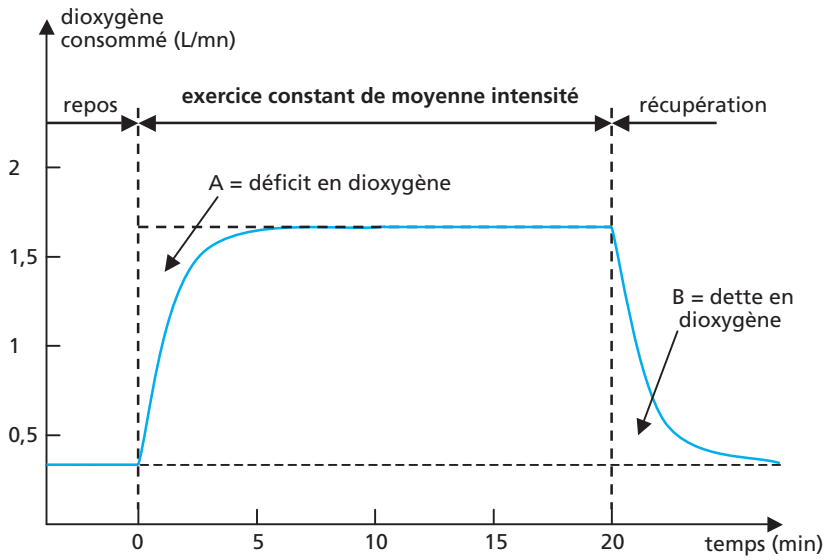


Figure 15.2 Variations de la consommation de dioxygène au cours d'un exercice d'intensité moyenne (150 W) bien supporté.

Au début d'un tel exercice, la consommation de dioxygène augmente progressivement puis atteint un plateau. Pendant ce plateau, le métabolisme énergétique aérobie fournit toute l'énergie nécessaire. Au début de l'exercice, les besoins énergétiques ne sont donc pas couverts par l'utilisation du dioxygène ; il existe un déficit d'oxygène. Après la fin de l'exercice, il faut attendre plusieurs minutes pour que la consommation de dioxygène retrouve son niveau initial. Ce supplément d'oxygène consommé est appelé dette en dioxygène ; il correspond au paiement du déficit initial. Pour un exercice léger à moyen, A = B alors que pour un exercice d'intensité élevée B = 2A.

Nous verrons au § 15.2 que ce déficit et cette dette en oxygène sont liés aux voies non-aérobies de production de l'ATP mises en jeu au tout début de l'exercice musculaire.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

15.1.2 Voies métaboliques différentes selon l'intensité et la durée de l'exercice

Le type et la quantité de substrat énergétique varient selon la durée et l'intensité des contractions réalisées au cours de l'exercice (figure 15.3).

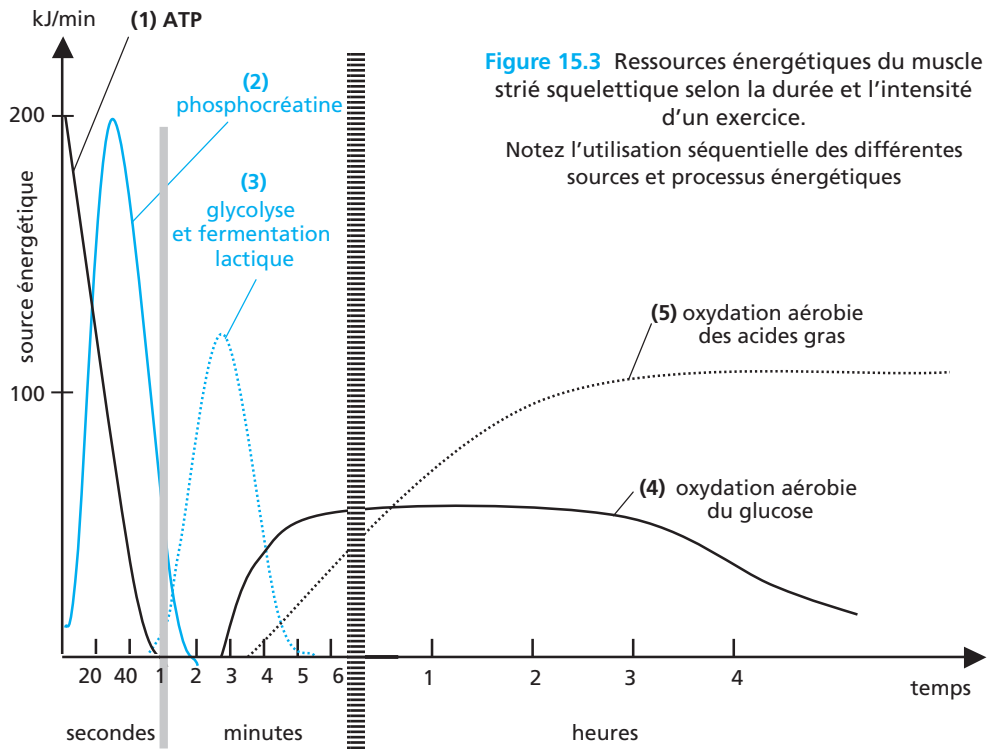


Figure 15.3 Ressources énergétiques du muscle strié squelettique selon la durée et l'intensité d'un exercice.
Notez l'utilisation séquentielle des différentes sources et processus énergétiques

Pour un exercice court et très intense (ex. : un sprint de 10 à 15 secondes de type « 100 m »), l'énergie nécessaire provient de l'ATP **(1)** et de la phosphocréatine **(2)** initialement présents dans les myocytes ; ils fournissent environ 210 kJ/min.

Quand ceux-ci sont épuisés, un exercice de quelques minutes (ex. : une course de type « 400 m » ou de demi-fond type « 800 m » ou « 1 500 m ») peut être formé par la glycolyse et par la fermentation lactique **(3)** effectuées à partir du glucose libéré par l'hydrolyse du glycogène musculaire. Ce métabolisme anaérobie est limité par l'accumulation d'acide lactique dans le muscle et dans la circulation sanguine ; ils fournit environ 125 kJ/min.

Pour des exercices moins intenses mais de plus longue durée (ex. : une course de fond de type « 5 000 m » et plus), l'oxydation aérobie de divers substrats **(4) (5)** est nécessaire pour fournir l'indispensable ATP. Ces substrats proviennent de l'hydrolyse des réserves du muscle mais ils sont aussi apportés par le sang :

- glucose d'origine hépatique provenant de l'hydrolyse des réserves hépatiques de glycogène mais aussi de la néoglucogenèse (formation de glucose à partir de substrats non glucidiques) ;
- acides gras provenant de l'hydrolyse des réserves de triglycérides du tissu adipeux.

Il existe donc plusieurs voies énergétiques mises en jeu successivement au cours d'un exercice musculaire : les premières ne nécessitent pas d'oxygène et sont dites voies anaérobies (voie anaérobie alactique et voie anaérobie lactique) alors que la dernière nécessitant de l'oxygène est dite voie aérobie. Ces voies sont détaillées au § 15.2.2.

15.2 PRODUCTION DE L'ATP DANS LE MYOCYTE

L'ensemble de ce paragraphe reprend des données déjà abordées dans l'ouvrage de 1re année, chapitres 5 et 7.

15.2.1 Utilisation de l'ATP dans le myocyte

L'ATP est la seule source d'énergie directement utilisable par le myocyte au cours de sa contraction. En effet, in vitro, sur des préparations de muscle glycériné dont l'appareil contractile est intact mais dont les autres structures ont disparu, aucun autre substrat énergétique n'est capable de provoquer la contraction.

Au cours de la contraction musculaire, l'ATP est hydrolysé lors de trois types de réactions différentes, catalysées par des enzymes spécifiques :

- activité ATPasique des têtes de myosine intervenant dans le glissement des myofilaments (70 % de l'ATP consommé) ;
- activité Ca^{2+} ATPase de la membrane des citernes du réticulum sarcoplasmique permettant la séquestration des ions calcium (20 % de l'ATP) ;
- activité Na^+/K^+ -ATPase du sarcolemme restaurant les gradients transmembranaires de Na^+ et de K^+ après chaque contraction (10 % de l'ATP).

Enfin, hors contraction, une faible part est investie dans l'anabolisme : réparation et croissance de la fibre musculaire.

Or la concentration d'ATP dans la cellule musculaire reste constante et faible (3 à 5 µmol/g de tissu) et ne peut assurer au plus que 8 à 10 contractions élémentaires ; il n'y a pas de réserves d'ATP constituées au cours de la période de repos ou de faible activité du muscle. L'ATP qui est consommé au cours de la contraction est donc très rapidement régénéré par phosphorylation de l'ADP.

Dans le myocyte, les réserves de glycogène sont abondantes (environ 100 µmol d'unités glucose/g de tissu) mais la régénération de l'ATP ne peut s'effectuer directement à partir du glycogène car de nombreuses réactions enzymatiques y sont impliquées et sa mobilisation est lente. Il existe des processus plus rapides que nous allons aborder ci-après.

15.2.2 Différentes voies de production de l'ATP

On peut distinguer deux grands types de voies de production de l'ATP :

- les « voies anaérobies » qui ne nécessitent pas d'oxygène ;
- la « voie aérobie » qui nécessite de l'oxygène.

a) Voies anaérobies alactiques

Ces voies anaérobies sont dites alactiques car elles ne produisent pas d'acide lactique ; elles sont au nombre de deux.

➤ Régénération à partir de la phosphocréatine

Cette régénération rapide est réalisée grâce à l'hydrolyse d'une molécule cytosolique : la **phosphocréatine** ou **créatine-phosphate**. Son hydrolyse, catalysée par une enzyme : la **phosphocréatine-kinase**, est assez exergonique pour permettre de phosphoryler l'ADP :

$$ADP + Pi + 30{,}5\ kJ/mole \longrightarrow ATP + H_2O \qquad (15.1)$$

$$phosphocréatine + H_2O \longrightarrow créatine + Pi + 43{,}1\ kJ/mole \qquad (15.2)$$

Le couplage des réactions (15.1) endergonique et (15.2) exergonique rend la phosphorylation de l'ADP thermodynamiquement favorable. La phosphocréatine est donc un composé à haut potentiel de transfert permettant la synthèse d'ATP par couplage chimiochimique (transphosphorylation ou phosphorylation liée au substrat) selon la réaction (15.3).

$$phosphocréatine + ADP \underset{\textit{Phosphocréatine-kinase}}{\rightleftharpoons} créatine + ATP + 12{,}6\ kJ/mole \qquad (15.3)$$

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

L'hydrolyse de la réserve de phosphocréatine peut fournir jusqu'à 25 µmol d'ATP/g de tissu mais cette réserve est limitée et elle ne peut assurer au plus que 50 contractions élémentaires ; elle est rapidement épuisée : en moins de 10 secondes pour un exercice de forte puissance, environ 30 secondes pour un exercice de faible puissance. Cependant, cette voie anaérobie présente un délai de mise en jeu nul de sorte qu'elle est la première à intervenir pour la régénération de l'ATP.

Le stock de phosphocréatine est lui-même régénéré grâce au catabolisme énergétique à partir du glycogène musculaire soit de façon anaérobie (glycolyse, fermentation lactique) soit par catabolisme oxydatif (respiration aérobie).

➤ Régénération à partir de l'ADP

Il existe une autre voie de régénération anaérobie de l'ATP propre à la fibre musculaire squelettique ; elle est réalisée dans le cytosol grâce à une enzyme spécifique du muscle – la **myokinase** – qui catalyse une transphosphorylation : transfert d'un phosphate d'une molécule d'ADP à une autre selon la réaction (15.4) :

$$2\ \text{ADP} \xrightarrow{\textit{myokinase}} \text{AMP} + \text{ATP} \qquad (15.4)$$

Elle ne semble intervenir que dans les cas de fort déficit en ATP et de forte concentration en AMP. Dans ce cas, l'AMP a un rôle certain car il est un activateur allostérique efficace de la PFK1 (phosphofructokinase 1) et donc de la glycolyse à laquelle elle participe.

b) Régénération anaérobie par la fermentation lactique

Ce troisième système de régénération anaérobie produit un composé terminal (l'acide lactique ou son sel, le lactate). Il est formé de la glycolyse (productrice de pyruvate) suivie de la fermentation lactique (productrice de lactate) ; l'ensemble est parfois appelé « glycolyse anaérobie ». La production d'ATP est limitée : 2 ATP par molécule de glucose venant de la circulation sanguine, 3 ATP par molécule de glucose-1P venant de l'hydrolyse du glycogène musculaire (figure 15.4).

L'acide lactique est éliminé par oxydation mitochondriale (voie aérobie) ou rejeté dans le sang par lequel il gagne le foie. Dans le foie, il peut être converti en glucose (néoglucogenèse) et, par voie sanguine, gagner le muscle (cycle de Cori) qui l'utilise pour son catabolisme énergétique (figure 15.5).

Le supplément de consommation de dioxygène après un exercice musculaire est la « dette en oxygène » (figure 15.2). À quoi attribuer cette dette en oxygène ?

En début d'exercice musculaire, le retard de la consommation d'oxygène n'est pas d'origine circulatoire. En effet, dès le début de l'exercice physique, les augmentations du débit cardiaque et de la ventilation sont presque instantanées. En revanche, le métabolisme cellulaire aérobie ne s'élève que lentement de sorte que les besoins énergétiques en début d'exercice sont d'abord couverts par les processus anérobies dont la fermentaton lactique. À la fin de l'exercice, la dette en oxygène (supplément de consommation d'O_2) correspond à la métabolisation des lactates accumulés dans l'organisme au cours de l'exercice.

c) Voie aérobie

Elle correspond à la respiration cellulaire : oxydation complète du pyruvate formé à l'issue de la glycolyse, β-oxydation d'acides gras dans la matrice mitochondriale, oxydation des coenzymes réduits par la chaîne respiratoire, formation d'un gradient protonique activant l'ATP synthase de la membrane mitochondriale interne.

Voir chapitres 10, 11 et 19

Ces molécules proviennent de la circulation (glucose d'origine hépatique, acides gras venant du tissu adipeux) mais aussi des réserves propres au muscle (glycogène, triglycérides). Lors de l'activité musculaire, la libération d'hormones telles que l'adrénaline, le glucagon, et le cortisol favorise l'approvisionnement en catabolites. Le thé ou le café peuvent aussi stimuler la glycogénolyse (encart 15.1).

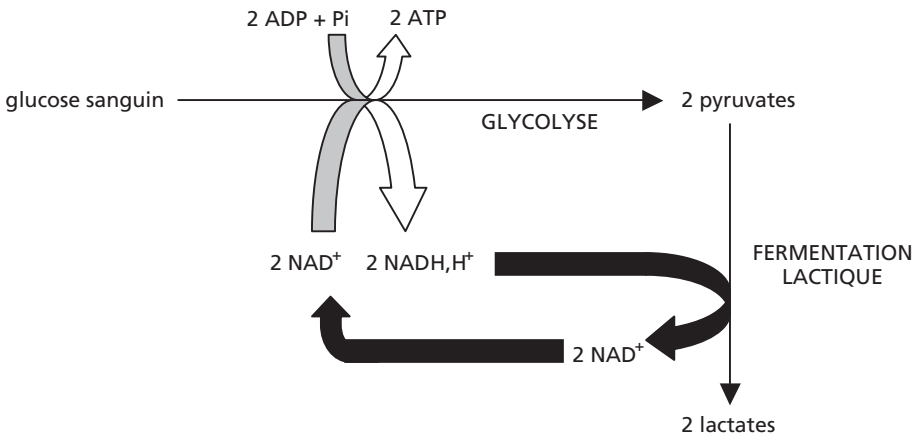


Figure 15.4 Bilan énergétique de la glycolyse et de la fermentation lactique (« glycolyse anaérobie »).

Effectuée à partir du glucose prélevé dans le sang, cette voie ne produit que 2 molécules d'ATP par molécule de glucose car elle nécessite la phosphorylation préalable du glucose, laquelle est consommatrice de 2 molécules d'ATP, alors que les réactions situées en aval en produisent 4 (4 – 2 = 2).

Effectuée à partir du glucose-1-phosphate libéré par glycogénolyse (hydrolyse des réserves du glycogène musculaire), elle produit 3 molécules d'ATP puisque la phosphorylation préalable du glucose ne consomme plus qu'une molécule d'ATP (4 – 1 = 3).

La réduction du pyruvate en lactate permet d'oxyder $NADH,H^+$ et de fournir NAD^+ indispensable au fonctionnement de la glycolyse (les flèches noires).

L'autre élément à prendre en compte est le dioxygène apporté par le sang et pris en charge par la myoglobine du muscle, or la myoglobine est faiblement concentrée dans le muscle (1 g par kg). Les réserves de dioxygène stocké sur la myoglobine sont limitées ; elles ne permettent que des exercices d'intensité moyenne. Le sujet est à son volume maximal d'oxygène disponible (VO_2 max) et à sa puissance maximale aérobie. Elle correspond à 30 % de la puissance maximale que peut développer l'individu ; cette voie n'atteint son plein rendement que 2 à 4 minutes après le début de l'exercice.

Chez l'Homme, la faible quantité de myoglobine est le facteur limitant lors de la plongée en apnée (environ 4 min) à la différence des grands Cétacés aux muscles très riches en myoglobine (jusqu'à 1 heure).

ENCART 15.1

Thé ou café ?

Des concentrations intracellulaires élevées d'AMPc agissent sur la mobilisation des réserves de glycogène. En effet, l'AMPc, en se fixant à une protéine-kinase A permet indirectement l'activation de la glycogène-phosphorylase et l'inhibition de la glycogène-synthétase. Or l'AMPc est formé à partir de l'ATP grâce à l'adénylyl-cyclase et il est dégradé en AMP grâce à une phosphodiestérase. La théophylline et la caféine contenues respectivement dans le thé et dans le café sont deux inhibiteurs de cette phophodiestérase. Elles contribuent donc au maintien de concentrations élevées d'AMPc dans les cellules (foie, muscle) et donc à une glycogénolyse active.

Ceci peut être relié à une pratique des marathoniens et des skieurs de fond qui consiste à prendre un café « serré » une heure environ avant le départ de la course, pratique qui ne dispense pas… d'un entraînement soutenu !

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

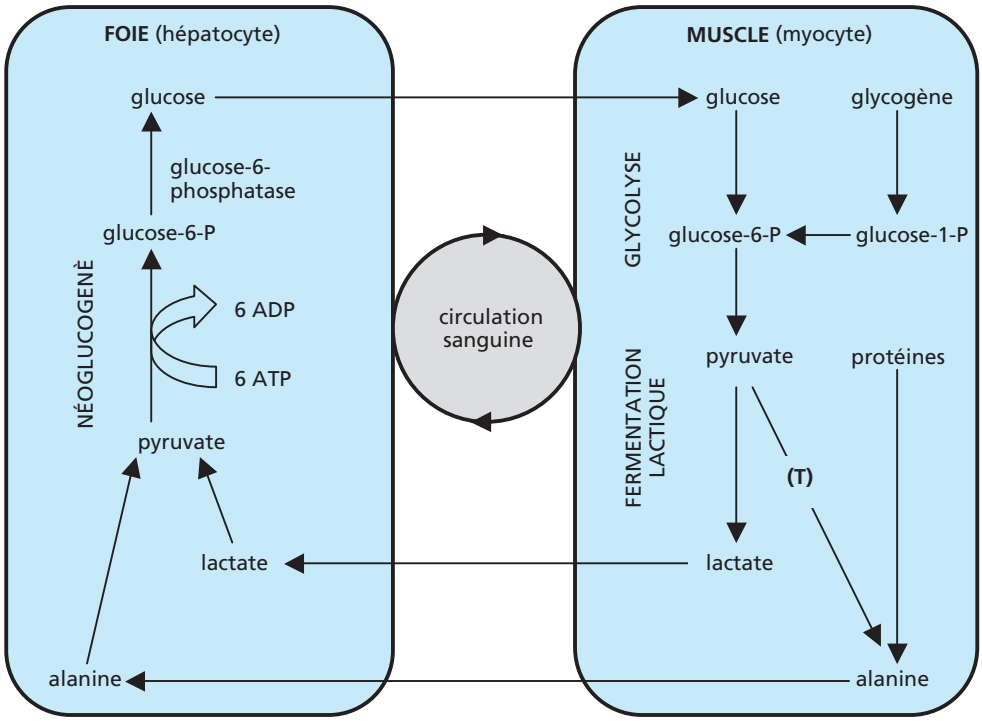


Figure 15.5 Le cycle de Cori.

Ce cycle est réalisé dans le cas d'un exercice physique prolongé. Il permet de fournir au muscle du glucose formé dans le foie par néoglucogenèse : formation de glucose à partir de substrats non glucidiques comme le lactate et aussi des acides aminés (alanine). L'alanine peut être le produit de la dégradation des protéines musculaires ou de la transamination (T) du pyruvate. La néoglucogenèse est un processus endergonique dont le bilan est résumé ci-dessous :

$$2 \text{ pyruvates} + 6 \text{ ATP} + 2 H_20 + 2 \text{ NADH,H}^+ \rightarrow 1 \text{ glucose} + 6 \text{ ADP} + 6 \text{ Pi} + 2 \text{ NAD}^+$$

Le foie est le seul organe capable de libérer du glucose dans le sang grâce à une enzyme spécifique : la glucose 6-phosphatase.

15.3 DIFFÉRENTS TYPES DE FIBRE MUSCULAIRE STRIÉE SQUELETTIQUE

Les myocytes ne sont pas tous identiques ; il en existe deux types fondamentaux que l'on distingue selon leur vitesse de contraction, leur équipement enzymatique et leurs enzymes (tableau 15.1) :

- Les **fibres de type I** sont des fibres à contraction lente, riches en mitochondries et en myoglobine et pratiquement toujours aérobies. Elles sont souvent qualifiées de « fibres rouges » du fait de leur richesse en myoglobine.
- Les **fibres de type II** à contraction rapide et pauvres en myoglobine sont appelées « fibres claires » ou « fibres blanches » mais on peut y distinguer deux variétés :
  - les **fibres de type II B** sont à contraction très rapide et métabolisme presque uniquement glycolytique ; elles fatiguent très rapidement. Ces fibres sont aussi qualifiées de « fibres blanches » du fait de leur pauvreté en myoglobine. Elles sont aussi riches en lactate déshydrogénase, l'activité ATPase de la myosine y est plus active que dans les fibres rouges, le réticulum sarcoplasmique et les tubules T y sont plus développés et la capacité à pomper le calcium dans le réticulum y est plus forte.

– les **fibres de type II A** présentent des caractéristiques intermédiaires : elles sont rapides, à la fois glycolytiques et aérobies et ne se fatiguent que lentement.

TABLEAU 15.1 LES DIFFÉRENTS TYPES DE MYOCYTES DU MUSCLE STRIÉ SQUELETTIQUE.

		FIBRES		
		Fibres de type I (dites lentes oxydatives)	Fibres de type II (dites fibres rapides) *i.e.* à contraction rapide	
			II A (rapides oxydatives)	II B (rapides glycolytiques)
Caractéristiques cytologiques et biochimiques	Dimensions (calibre Ø)	petit	moyen	grand
	Sarcoplasme	abondant	réduit	
	Myoglobine	+++ (fibres rouges)	+	rare (fibres blanches)
	Richesse en myofibrilles	+	++++	
	Activité ATPase de la myosine	faible	forte	
	Réticulum sarcoplasmique	réduit	abondant	
	Nombre de mitochondries	élevé	élevé	faible
Propriétés physiologiques	Vitesse de contraction	faible (fibres lentes)	élevée (fibres rapides)	
	Amplitude et force de contraction	réduite	moyenne	élevée
	Rapidité de contraction	réduite	moyenne	élevée
	Résistance à la fatigue (endurance)	forte	moyenne	faible
Catabolisme énergétique	Réserves	glycogène et triglycérides	glycogène (peu)	glycogène (beaucoup)
	Voie énergétique prépondérante	respiration aérobie (mitochondrie)	respiration aérobie (mitochondrie) et glycolyse	glycolyse
	Activité glycolytique	faible	moyenne	élevée

La **distribution** de ces fibres diffère selon les muscles : les muscles de la posture sont riches en fibres I alors que les muscles engagés dans des mouvements rapides sont particulièrement riches en fibres II B. Cependant, une unité motrice ne comporte qu'un seul type histologique de fibre ; on distingue ainsi des unités motrices lentes à fibres de type I, des unités motrices rapides et fatigables à fibres de type II B et des unités motrices rapides et résistantes à la fatigue à fibres de type II A. Il n'y a donc ni uniformité cytologique ni uniformité métabolique des muscles striés squelettiques.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

15.4 RESSOURCES ÉNERGÉTIQUES DU MYOCYTE

15.4.1 Substrats et réserves intracellulaires

Les réserves énergétiques du myocyte sont le glycogène et les acides gras des triglycérides (triacylglycérol). Ces réserves sont inégalement réparties :

- glycogène des fibres blanches ;
- glycogène mais aussi triglycérides dans les fibres rouges.

Le glucose et les acides gras sont libérés grâce à l'action d'hydrolases, respectivement la glycogène-phosphorylase qui libère du glucose 1-phosphate et une lipase.
L'activité de ces enzymes s'élève au cours de l'activité musculaire parallèlement à l'utilisation des métabolites énergétiques.

15.4.2 Apports sanguins : glucose et acides gras

a) Sources

Les réserves énergétiques circulantes du sang sont négligeables (moins de 5 g de glucose si l'on compte un volume de 5 L de sang et une glycémie à 0,9 g/L). Elles sont utilisées très rapidement lors d'une période d'activité musculaire. Les catabolites proviennent alors de l'hydrolyse des réserves tissulaires que sont le glycogène et les triglycérides.

➤ Glycogène hépatique

Ce polymère du glucose est plus abondant dans le foie que dans le muscle mais compte tenu de la masse musculaire, les 2/3 des réserves de glycogène sont musculaires. Le glycogène hydrolysé dans le muscle est utilisé sur place.
Par contre, le foie est capable d'hydrolyser le glycogène mais aussi d'exporter le glucose dans le sang sous forme du glucose libre (figure 15.6) ; dans les hépatocytes, le glucose 6-phosphate est hydrolysé en glucose par la glucose 6-phospatase du réticulum endoplasmique.

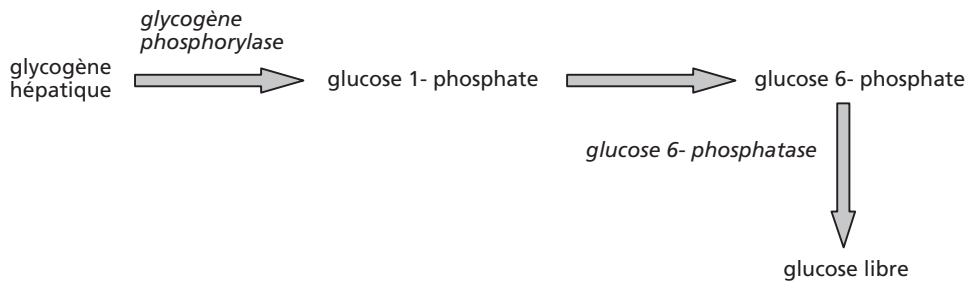


Figure 15.6 Mobilisation des réserves de glycogène hépatique.
Le foie possède une enzyme (glucose 6-phosphatase) hydrolysant le glucose 6-phosphate et permettant au foie d'exporter par voie sanguine le glucose libre vers le muscle.

➤ Lipides du tissu adipeux

Voir chapitres 10, 11 et 19

Il s'agit principalement de triglycérides (triacylglycérol) dont l'hydrolyse est catalysée par une lipase tissulaire. Les acides gras issus de cette hydrolyse sont exportés dans le sang. Lors de l'activité musculaire, l'adrénaline et le glucagon activent la glycogène phosphorylase hépatique et la lipase dite hormonosensible du tissu adipeux. La libération de ces hormones favorise la mobilisation des réserves de glycogène et de triglycérides et donc l'approvisionnement en catabolites.
Le cortisol, hormone stéroïde des glandes corticosurrénales, y contribue également mais d'une tout autre manière ; en activant les gènes codant les enzymes clefs de la néoglucogenèse, il favorise la formation hépatique de glucose à partir de substrats non glucidiques (figure 15.5).

b) Microcirculation sanguine et prélèvement musculaire

➤ Microcirculation

Elle est formée par l'ensemble des petits vaisseaux irriguant l'organe. L'unité fonctionnelle (figure 15.7) comprend d'amont en aval une **artériole** (30 µm de diamètre), les **capillaires de type continu** (8 à 10 µm de diamètre) suivis d'une **veinule** (50 µm de diamètre). Quand les capillaires sont collapsés (non fonctionnels, vides de tout flux sanguin), l'écoulement sanguin emprunte un vaisseau plus large que les capillaires appelé **vaisseau préférentiel** ou shunt artério-veineux. La vascularisation est inégalement distribuée dans le muscle : fibres rouges fortement vascularisées, fibres blanches peu vascularisées.

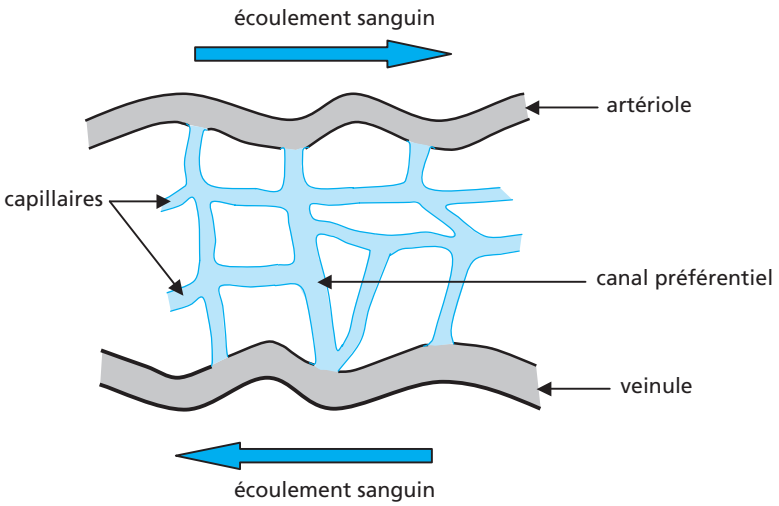


Figure 15.7 La microcirculation.

Dans le muscle et la majorité des organes, des capillaires continus organisés en réseau permettent l'écoulement du sang des artérioles aux veinules. Les capillaires sont les seuls vaisseaux capables d'échanges avec les tissus *via* le liquide interstitiel. À leur niveau, le sang hématosé venant de l'artériole apporte oxygène et nutriments ; il les quitte par la veinule chargé de déchets (CO_2, lactate). Lorsque le muscle et inactif et donc le débit sanguin réduit, les capillaires sont non fonctionnels et l'essentiel du sang emprunte un vaisseau plus large : le canal préférentiel. Lorsque le muscle est actif, le débit sanguin est élevé et les capillaires sont fonctionnels.

➤ Prélèvements musculaires

L'écoulement sanguin est indispensable à l'activité musculaire : apport de métabolites et de dioxygène, évacuation des déchets (CO_2, acide lactique). Les gaz respiratoires (CO_2, O_2) diffusent librement à travers la membrane plasmique des cellules (endothélium capillaire, sarcolemme) et dans les liquides (cytosol, liquide interstitiel) conformément aux gradients de pressions partielles décroissants. Les métabolites énergétiques sont captés par le myocyte : glucose (grâce à des transporteurs membranaires comme Glut 1 et Glut 4) et acides gras libres diffusant à travers le sarcolemme.

➤ Écoulement sanguin adapté

Quand le muscle est en activité (figure 15.8), le drainage sanguin est intense et continu pendant toute la période d'activité et au-delà. Quand le muscle est inactif, le drainage est réduit et intermittent. Il existe une autorégulation métabolique locale de l'écoulement sanguin sous l'effet vasodilatateur des déchets métaboliques (CO_2, H^+ et acide lactique) qui provoquent la relaxation des fibres musculaires lisses de la paroi des artérioles et des sphincters précapillaires.

Voir chapitres 18 et 19

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

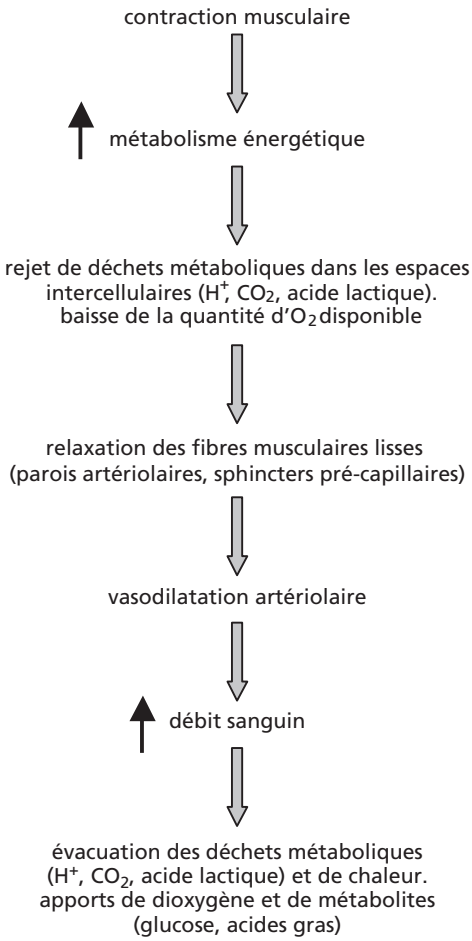


Figure 15.8
Autorégulation métabolique du débit sanguin au cours de l'exercice musculaire.

Séquence des évènements conduisant à la vasodilatation artériolaire et à l'écoulement sanguin dans les capillaires sanguins du muscle strié squelettique. L'augmentation du débit sanguin est proportionnelle à l'intensité de l'exercice ; elle est maintenue pendant toute la durée de l'exercice et au delà tant qu'existe la dette en oxygène.

(Voir aussi figure 19.5)

CONCLUSION

La fibre musculaire striée apparaît comme une structure cellulaire différenciée à de multiples niveaux :

- son métabolisme (myokinase, phosphocréatine, phosphocréatine-kinase, myoglobine) ;
- son cytosquelette protéique adapté à toutes les échelles au raccourcissement (myofibrilles, sarcomères, myofilaments, myosine) ;
- sa membrane plasmique excitable prolongée par un système T apte à la propagation du potentiel d'action musculaire (PAM) dans toute la cellule, à proximité immédiate du réticulum (triades) et autour des myofibrilles ;
- son réticulum sarcoplasmique capable de séquestrer les ions calcium (pompe à calcium) et de les libérer (couplage PAM – contraction) ;
- la proximité immédiate des mitochondries fournissant l'ATP et des myofibrilles utilisant une grande partie de cet ATP ;
- les mécanismes moléculaires déclenchés par les ions calcium : fixation sur la troponine C indispensable à l'établissement des ponts d'union actine-myosine, le pivotement des têtes de myosine, hydrolyse de l'ATP.

RÉVISER

L'essentiel

Au repos, le catabolisme oxydatif des acides gras couvre 85 % des besoins énergétiques du myocyte. En activité, la production d'ATP est d'abord assurée par la phosphorylation directe de l'ADP (voies anaérobies alactiques, phophocréatine, ADP) puis par la glycolyse anaérobie (glycolyse et fermentation lactique) et enfin par les oxydations phophorylantes mitochondriales assurées aux dépens des réserves de triglycérides et de glycogène. Ces différentes voies métaboliques ne permettent pas les mêmes types d'exercices : exercices courts et intenses pour les voies anaérobies, exercices longs mais moins intenses (endurance) pour la voie aérobie.
On distingue principalement des fibres rouges lentes oxydatives et des fibres blanches rapides glycolytiques. Les premières sont spécialisées dans une activité longue et de faible intensité assurée par la voie aérobie. Les secondes sont spécialisées dans une activité brève et intense assurée par les voies anaérobies. Les unités motrices du muscle ne contiennent qu'un type de fibre. Le recrutement d'unités motrices blanches rapides glycolytiques permet d'assurer des contractions intenses sur une période brève alors que le recrutement d'unités motrices rouges lentes oxydatives permet des contractions moins intenses mais sur de longues durées. Au cours de ces exercices, la vascularisation du muscle permet d'apporter l'oxygène et les métabolites nécessaires et d'évacuer les déchets (dioxyde de carbone, lactate) et la chaleur.

Attention

- Ne confondondez pas muscle (organe), myocyte (cellule) et myofibrille (élément du cytosquelette.
- Ce que l'on appelle simplement muscle strié recouvre une diversité de structures cellulaires : diversité des myocytes (fibres rapides, fibres lentes), cardiomyocyte.
- Il n'y a pas de réserves d'ATP constituées au cours de la période de repos ou de faible activité du muscle.
- Le myocyte et le cardiomyocyte sont des cellules excitables ; leur membrane plasmique polarisée est capable de dépolarisation, comme dans le cas du neurone.

Mots-clés

- acide gras
- acide lactique
- ADP
- AMP
- ATP
- créatine
- créatine-phosphate
- déficit en oxygène
- dette en oxygène
- diffusion facilitée
- dioxygène
- fermentation lactique
- fibre blanche
- fibre lente
- fibre rapide
- fibre rouge
- foie
- glucose
- glycolyse
- glycogène
- hyaloplasme
- lipase
- mitochondrie
- muscle
- myoglobine
- myokinase
- phosphocréatine
- phosphorylation
- sarcoplasme
- tissu adipeux
- triglycérides
- voie aérobie
- voie alactique
- voie anaérobie
- respiration.

S'ENTRAÎNER

Vrai/faux

	Vrai	Faux
1. Le myocyte n'utilise l'ATP que lors des contractions.	❑	❑
2. Dans le myocyte, seules les têtes de myosine ont une activité ATPasique.	❑	❑
3. La phosphocréatine permet de phosphoryler l'ADP en ATP.	❑	❑
4. Les réserves musculaires d'ATP sont très abondantes.	❑	❑
5. Dans l'organisme, le lactate peut être un précurseur du glucose.	❑	❑

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

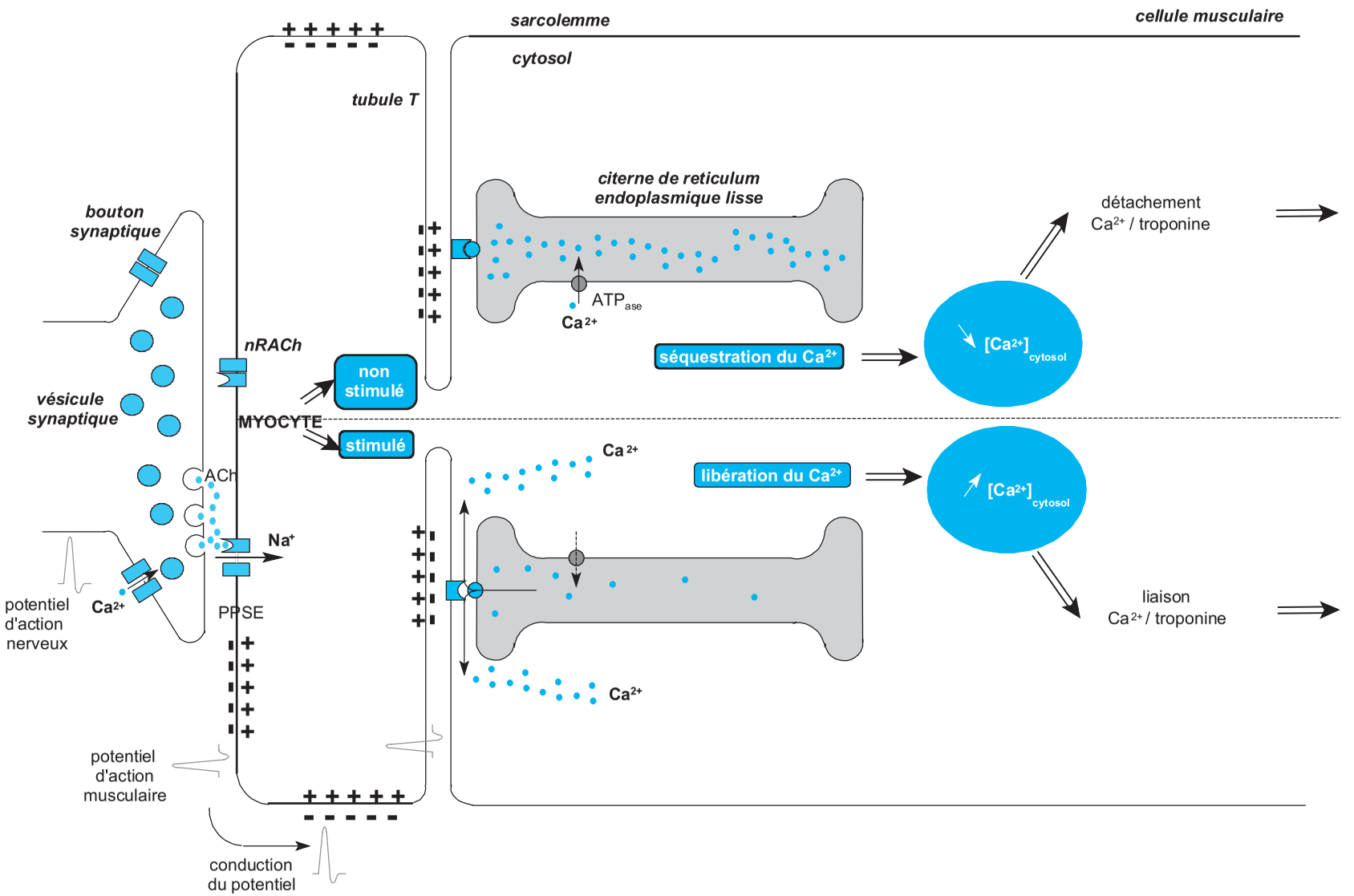


Figure de synthèse
(chapitres 13, 14 et 15)

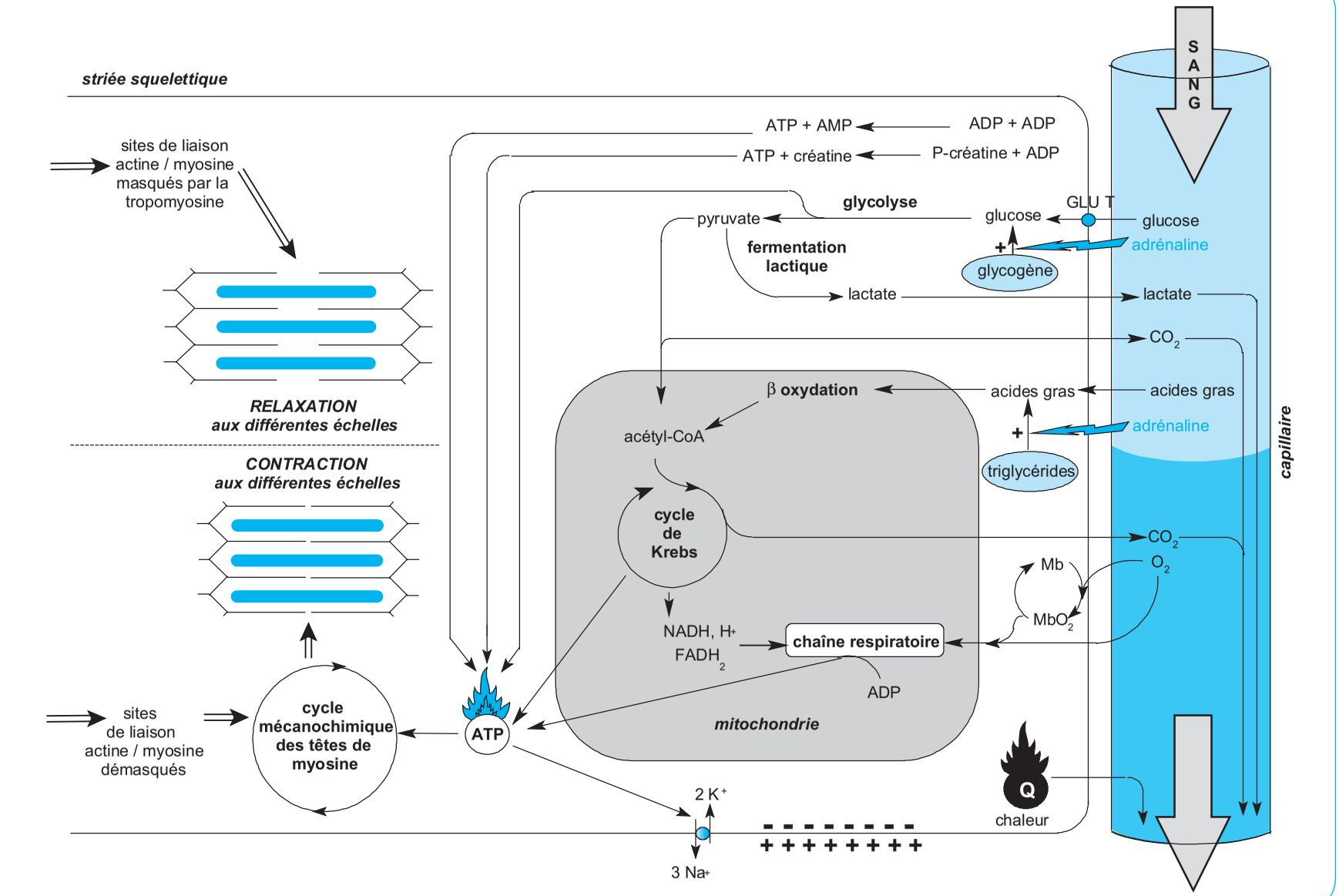


Figure de synthèse (suite)
(chapitres 13, 14 et 15)

Questions de synthèse

Le glucose dans le muscle strié squelettique.
L'utilisation de l'ATP dans le muscle strié squelettique.
Fourniture et destinée du dioxygène dans le muscle strié squelettique en activité.

Analyse de documents

Exercice 15.1 : Glucose ou acides gras

1. Rappeler l'équation bilan de l'oxydation complète d'une molécule de glucose puis, après avoir retrouvé la formule chimique simple d'une molécule d'acide gras à 18 atomes de carbone, établir l'équation bilan de l'oxydation complète de cette molécule.

2. Comparer pour ces deux réactions le rapport O_2/CO_2.

3. À l'issue de cette comparaison, proposer une méthode simple permettant de déterminer le type de métabolite énergétique utilisé lors d'un exercice musculaire de longue durée.

Exercice 15.2 : Utilisation de l'ATP dans le muscle de gésier de poulet

On étudie la phosphorylation de la myosine de gésier de poulet. Cette myosine est composée de 2 chaînes lourdes identiques et de 4 chaînes légères : 2 chaînes légères de 20 kDa et 2 autres chaînes légères de 17 kDa (figure 13.6). Les chaînes légères de 20 kDa (MLC20) possèdent une sérine (un des 20 acides aminés) en position 19 qui peut être phosphorylée.

En vous servant de la figure 15.9 et du tableau 15.2, que pouvez-vous dire de l'activité ATPasique de la myosine de gésier de poulet ?

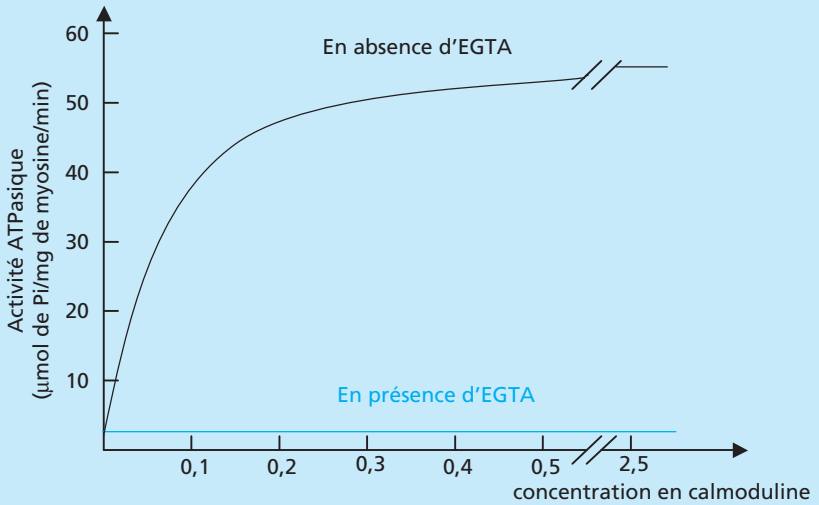


Figure 15.9 Phosphorylation de la myosine en fonction de la concentration en calmoduline.

On mesure l'état de phosphorylation de la MLC20. L'expérience est réalisée en présence de myosine de gésier et d'actine dans un tampon contenant tous les composants nécessaires à la réaction, notamment l'ATP. La concentration en calmoduline est variable. L'EGTA est un chélateur des ions calcium et 2 tracés sont figurés : l'un en absence d'EGTA, l'autre en présence d'EGTA (1mM/L).

TABLEAU 15.2 EFFET DE LA PHOSPHORYLATION DE LA MYOSINE DE GÉSIER DE POULET SUR SON ACTIVITÉ ATPASIQUE EN PRÉSENCE D'ACTINE.

L'activité ATPasique est exprimée en µmol de Pi libéré par mg de myosine et par minute. Le tableau présente les résultats obtenus à partir de 3 préparations différentes de myosine. Ces préparations ont pu être faites en absence d'ATP (non phosphorylée) ou être ensuite incubées en présence de fractions à activité kinase et d'ATP (phosphorylée) ou de phophatases (déphosphorylée).

Préparation	Myosine	Activité ATPasique (µmol de Pi/mg de myosine/min)	
		Sans EGTA	Avec EGTA
1	Phosporylée Non phophorylée	0,050 0,005	0,009 0,005
2	Phosporylée Déphophorylée	0,085 0,010	0,015 0,009
3	Phosporylée Déphophorylée	0,105 0,007	0,030 0,006

Transport des gaz respiratoires par le sang

CHAPITRE 16

Plan

16.1 Le sang, un tissu conjonctif liquide et endigué
16.2 Transport du dioxygène
16.3 Transport du dioxyde de carbone

Introduction

Le chapitre précédent était consacré au fonctionnement de la cellule musculaire squelettique. L'analyse de son métabolisme montre, comme pour toutes les cellules de l'organisme mammifère, la nécessité d'apports en nutriments et en dioxygène, ainsi que l'évacuation de dioxyde de carbone, de chaleur et de déchets azotés. Dans le chapitre 2, les mouvements des gaz respiratoires ont été étudiés, mais nous n'avons pas répondu aux questions suivantes :

- Comment ces gaz sont-ils transportés par le sang ?
- Comment sont-ils échangés aux niveaux cellulaire et pulmonaire ?

Des réponses partielles ont été apportées à ces questions dans le manuel de première année (chapitre 2) et dans cet ouvrage (chapitre 2 et TP5).
Dans ce chapitre, qui s'inscrit dans le cadre de l'étude de l'intégration de la circulation sanguine au fonctionnement des organismes, les transports des gaz respiratoires par le sang seront décrits. Les aspects cellulaires de ces transports seront d'abord étudiés, suivront l'analyse du transport du dioxygène puis celle du dioxyde de carbone.

16.1 LE SANG, UN TISSU CONJONCTIF LIQUIDE ET ENDIGUÉ

16.1.1 Rappels sur la composition du sang (TP5)

Le sang des vertébrés, et donc des mammifères, est un liquide de couleur rouge, plus ou moins foncé selon les vaisseaux où il est prélevé. La réalisation d'un frottis sanguin suivi d'une coloration sommaire permet d'observer au microscope photonique que le sang contient de nombreux éléments figurés discoïdaux de 7,5 µm de diamètre et d'autres structures, plus rares, de formes diverses. Placé dans un récipient et laissé au repos, le sang se sépare en une masse homogène, dense, rouge foncé qui forme un caillot et un liquide visqueux de teinte jaune : le **sérum** (figure 16.1a). On peut empêcher la formation du caillot en ajoutant au sang des substances anticoagulantes. Après centrifugation, on sépare 2 phases (test de l'hématocrite) : la plus dense, de teinte rouge représente 45 % du volume total, elle contient les éléments figurés de 7,5 µm observés sur le frottis, ils sont de teinte rouge, ce sont les **globules rouges** ou **érythrocytes** ou **hématies**. La phase supérieure, jaune, occupe 55 % du volume total, c'est le **plasma**. À l'interface des 2 phases, se trouvent des cellules incolores : les leucocytes et les plaquettes (figure 16.1b).

> ***Remarque :*** le sérum correspond au plasma moins ce qui a été utilisé pour la coagulation, notamment le fibrinogène.

Le sang répond à la définition d'un tissu conjonctif : c'est un ensemble de cellules, les érythrocytes, les leucocytes et les plaquettes, disséminées dans une substance fondamentale, le plasma. L'originalité du sang par rapport aux autres tissus conjonctifs, tient à ce que la substance fondamentale, c'est-à-dire la matrice extracellulaire, est un liquide. Chez les vertébrés, le liquide sanguin circule dans un ensemble clos de vaisseaux où il est mis en mouvements par les contractions cardiaques. Si le système est clos, comment y entrent et en sortent les substances qui sont véhiculées par le sang ? Comme cela sera exposé dans le chapitre 18, les vaisseaux de faible diamètre, les capillaires, laissent exsuder à travers leur paroi un liquide

Voir chapitres 17 et 18

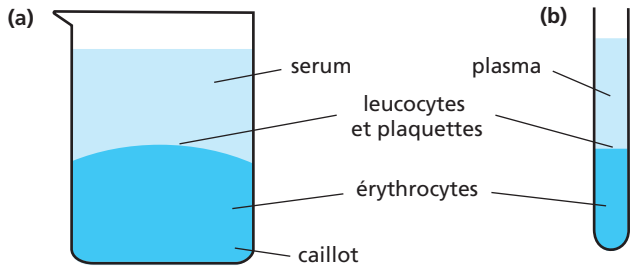


Figure 16.1
Composition globale du sang.
(a) formation du caillot ; **(b)** sang centrifugé en pré-sence d'anticoagulant.

qui forme le **liquide interstitiel**, ou encore lymphe interstitielle. La **lymphe** est collectée par un ensemble de vaisseaux spécifiques, elle devient alors de la lymphe vasculaire, endiguée, qui regagne la circulation sanguine. La lymphe interstitielle et endiguée contient des cellules impliquées dans la défense immunitaire (phagocytes et lymphocytes) et de nombreuses substances dissoutes mais, à quelques exceptions près, pas de globules sanguins. L'ensemble de ces compartiments liquidiens, sang et lymphe, est donc logiquement regroupé sous le terme de milieu intérieur (encart 16.1).

ENCART 16.1

L'apparition du sang chez les animaux

Les animaux formés d'une seule cellule ou de deux feuillets, sont en contact avec le milieu par toutes leurs cellules. L'apparition d'un 3e feuillet, le mésoderme, situé entre le feuillet externe et le feuillet interne, apporte aux triblastiques, un avantage évolutif important comme la formation d'organes et d'appareils mais ce nouveau feuillet se trouve isolé des échanges avec l'extérieur et il sépare les différentes parties de l'organisme. Les échanges entre les tissus et avec le milieu extérieur sont assurés par un **liquide interstitiel** mis en mouvement par les contractions musculaires. Le liquide cœlomique apporte une solution partielle à la communication. Lorsque la métamérie est conservée, le cœlome est compartimenté (annélides) ; s'il n'est pas métamérisé, il est vaste et complexe (échinodermes), ou partiellement comblé (mollusques, arthropodes, vertébrés). Dans tous les cas, le liquide cœlomique n'est mis en mouvement que par les contractions musculaires. Chez les cœlomates, un nouveau compartiment liquidien extracellulaire spécialisé dans la communication est apparu. Il s'agit de l'appareil circulatoire. Initialement (annélides) les compartiments circulatoires et cœlomiques communiquent. Chez la plupart des mollusques et les arthropodes, le cœlome se comble puis se creuse secondairement d'une cavité qui forme l'**hémocœle**. L'appareil circulatoire peut être réduit à un vaisseau contractile dorsal qui tient le rôle de cœur ou se prolonger par des vaisseaux qui orientent le liquide circulant vers divers compartiments hémocœliens. Dans ces cas, l'appareil circulatoire est ouvert et le liquide circulant est à la fois le sang et le liquide interstitiel, il est appelé **hémolymphe**. Chez les vertébrés, l'appareil circulatoire est entièrement clos, il y circule un liquide qu'on appelle le **sang**. Au niveau des vaisseaux les plus fins, un liquide exsude à partir du sang et constitue le **liquide interstitiel** (= lymphe interstitielle), que l'on nomme **lymphe** (= lymphe vasculaire) lorsqu'il circule dans des vaisseaux qui lui sont particuliers. Le sang des vertébrés est propulsé dans les vaisseaux par les contractions du cœur, le jeu des artères élastiques et les variations de volume des organes entourant les vaisseaux.

À l'exception des trachéates l'hémolymphe ou le sang assument le transport des gaz respiratoires. Dans la plupart des cas, la solubilité de l'O_2 est accrue grâce à sa prise en charge par des pigments respiratoires (encart 16.2).

Voir « les trachéates », chapitre 2, § 2.2.4

ENCART 16.2

Les pigments respiratoires chez les animaux

Les pigments respiratoires ont comme propriété commune de lier l'O_2 de manière réversible, ce qui accroît considérablement la capacité de transport pour ce gaz peu soluble en milieu aqueux. Les pigments respiratoires contiennent des atomes métalliques, ce sont des métalloprotéines, qui sont impliquées dans la liaison de l'O_2. Les hémocyanines, de couleur bleue lorsqu'elles sont oxygénées, présentes chez les mollusques et de nombreux arthropodes, notamment les crustacés, contiennent deux atomes de cuivre (Cu^+). Les hémérythrines, de couleur rose lorsqu'elles sont oxygénées, se rencontrent chez certains vers marins, elles contiennent deux atomes de fer (Fe^{2+}). Dans ces deux cas, les atomes métalliques sont liés à la chaîne polypeptidique au niveau d'histidines.

Dans d'autres cas, l'unique atome de fer (Fe^{2+}) est situé au centre de quatre noyaux pyrroliques qui forment une protoporphyrine. Protoporphyrine et fer forment le hème. Les pigments qui comportent un hème sont dits héminiques. Le fer est relié d'une part à une histidine d'une chaîne protéique et d'autre part à l'O_2 lui-même relié à une histidine d'une autre chaîne protéique. Les pigments héminiques circulants sont l'hémoglobine, rouge vif lorsqu'elle est oxygénée et la chlorocruorine verte à l'état oxygéné ; on les trouve dans 1/3 du règne animal. Ces pigments se retrouvent ailleurs que dans le sang, dans la myoglobine des muscles, par exemple, chez des organismes les plus divers dépourvus de sang (bactéries, levures, champignons, protozoaires) y compris les végétaux où la leghémoglobine assure l'apport d'O_2 aux bactéries symbiotes fixatrices d'azote.

Ces pigments peuvent être dissous dans le sang ou l'hémolymphe ou contenus dans des cellules circulantes.

Dans les pigments non héminiques, la fixation de l'O_2 modifie la valence de l'ion métallique : la désoxyhémérythrine Fe^{2+} passe à l'état Fe^{3+} dans l'oxyhémérythrine, dans l'hémocyanine la fixation de l'O_2 fait passer le Cu^+ à l'état Cu^{2+}.

Les hémoglobines intracellulaires ont des structures quaternaires voisines et une masse moléculaire de 64,450 kDa. En revanche, les hémoglobines ou les chlorocruorines extracellulaires des annélides sont des molécules géantes de 3 000 à 4 000 kDa qui sont constituées d'un assemblage complexe de 6 à 7 chaînes différentes dont certaines portent des sites actifs de fixation de l'O_2 alors que d'autres servent à l'assemblage de l'ensemble. Ces hémoglobines résistent bien à l'auto-oxydation du fer Fe^{2+} en Fe^{3+} et sont capables de neutraliser les catabolites acides produits par les animaux lors de leur vie en anaérobiose lorsqu'ils sont exondés à marée basse par exemple. Les hémoglobines extracellulaires des mollusques et des crustacés sont encore plus énormes (250 à 12 000 kDa), elles sont formées de chaînes de 320 kDa portant de 2 à 18 sites actifs, elles-mêmes constituées de la juxtaposition d'unités de type myoglobine.

Les gènes qui codent ces différentes hémoglobines montrent une grande analogie. Les structures primaires, secondaires et tertiaires des protéines sont voisines, mais les structures quaternaires diffèrent. Le gène ancestral des hémoglobines, dont dérive probablement aussi le gène codant les cytochromes II, existait il y a plusieurs milliards d'années chez les procaryotes anaérobies qui vivaient dans une atmosphère très pauvre en O_2 et pour lesquels ce gaz était toxique. De neutralisante d'un toxique, l'hémoglobine aurait eu secondairement une fonction utile dans le transport de l'O_2. La divergence entre l'hémoglobine animale et végétale s'est effectuée il y a 1,5 milliard d'années, les hémoglobines géantes extracellulaires sont apparues il y a 800 millions d'années par recombinaisons et modifications du gène ancestral.

Les hémocyanines sont présentes en solution dans le sang de nombreux arthropodes et des mollusques. Ici encore, des structures comparables aboutissent à un agencement quaternaire différent dans les deux groupes. L'assemblage complexe d'unités de bases de l'ordre de 75 kDa donne des protéines géantes de 3 600 à 9 000 kDa. La similitude des structures primaires s'explique probablement par l'existence d'un gène ancestral et une divergence avant la séparation des mollusques et des arthropodes puis par une nouvelle divergence entre les céphalopodes et les gastéropodes il y a 500 à 600 millions d'années.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

16.1.2 Propriétés et structure des érythrocytes

Les hématies humaines sont des cellules circulaires d'un diamètre de 7 à 8 µm, aplaties, biconcaves, de 2 µm d'épaisseur en périphérie, de teinte rouge. On en dénombre de 4,5 à 5,5 10^6 par µL. Les érythrocytes se différencient à partir de cellules souches pluripotentes de la moelle rouge des os. En fin de différenciation, ils perdent leur appareil de Golgi, leur ARN et leur centrosome. Chez tous les vertébrés non mammaliens, ils conservent leur noyau, mais chez les mammifères, ils perdent leur noyau et leurs mitochondries. Ces érythrocytes anucléés portent le nom d'hématies. Au cours de l'érythropoïèse, la cellule-souche effectue d'abondantes synthèses d'hémoglobine qu'elle stocke : un érythrocyte en contient 250 millions de molécules ! L'hématie est une cellule qui, faute de chondriome, fonctionne en anaérobiose. Son ATP est produit par la fermentation lactique. Comme nous le verrons plus bas, nombre de protéines (enzymes, transporteurs…) sont définitivement stockées. La durée de vie des hématies est de 100 à 120 jours, elles sont détruites dans la rate ou par les macrophages, le fer de l'hème est recyclé. La concentration d'hémoglobine est de 130 à 180 g/L. Le nombre d'hématies est remarquablement constant pour une espèce donnée. Si l'hématocrite, c'est-à-dire le nombre de globules rouges par unité de volume, est trop faible, il révèle une anémie et une hypoxie, s'il est trop élevé cela cause une viscosité excessive du sang. La régulation du nombre d'hématies est gérée par la quantité d'O_2 transportée par le sang. Chez l'homme, naissent et meurent 2.10^6 hématies par seconde.

Les hématies sont emportées par le flux sanguin, au cours de leur vie, elles parcourent quelque 500 000 fois l'appareil circulatoire, ce qui représente plusieurs centaines de kilomètres. Elles subissent de fortes turbulences dans les gros troncs artériels et parviennent à passer dans des capillaires d'un calibre inférieur (2 à 3 µm) à leur propre diamètre. Les érythrocytes sont donc particulièrement résistants mais également assez souples, leur cytosquelette rend compte de cette propriété.

Les érythrocytes des mammifères fournissent un matériel de choix pour l'étude des membranes et du cytosquelette. Placés en milieu hypotonique, les érythrocytes éclatent, ils libèrent l'hémoglobine ; la membrane vide (*ghost*) est étudiée. La dissolution de la bicouche lipidique par un détergent, comme le Triton X-100, permet de recueillir les protéines du cytosquelette qui étaient associées à la membrane.

La membrane est une bicouche lipidique classique qui porte du côté externe un grand nombre de protéines. Les sialoglycoprotéines qui forment le glycocalyx sont les plus externes, elles sont ancrées dans la bicouche lipidique par la glycophorine à un seul domaine transmembranaire. Le feutrage glucidique et d'acide sialique porté par la glycophorine confère à l'érythrocyte une charge négative de surface. Dans la membrane se trouvent également plusieurs types de protéines servant aux transports du glucose (transport facilité), des acides aminés et des anions Cl^- ou HCO_3^-. Cette dernière est présente à 10^6 exemplaires par hématie, c'est une protéine de 90 kDa qui a été repérée dès les premiers travaux où elle fut identifiée comme la **bande 3** séparée par électrophorèse. La bande 3, formée de 930 acides aminés, traverse la bicouche membranaire 12 fois et un domaine cytosolique de 43 kDa sert d'ancrage au cytosquelette (figure 16.2).

Le cytosquelette est périphérique, il occupe la face interne de la membrane sur une épaisseur de 10 nm. Il est constitué d'un maillage protéique accroché en certains points à la membrane plasmique. La **spectrine** est à la base du réseau, c'est une protéine qui forme des fibres de 100 nm organisées en dimère formé de 2 chaînes antiparallèles : la chaîne α de 240 kDa est aminée au niveau de la tête, en regard se situe la chaîne β de 220 kDa dont l'extrémité carboxyle est phosphorylée. Ces 2 chaînes, de 2 000 acides aminés chacune, sont formées de motifs répétitifs de 106 acides aminés, elles sont liées entre elles par des liaisons non covalentes. Il y a environ 200 000 dimères de spectrine par érythrocyte. Les têtes de dimères s'associent et forment un tétramère de 200 nm de long. Quatre à six de ces longues fibres, par leur extrémité phosphorylée (queues), se rejoignent sur une protéine globulaire de 80 kDa formée de 588 acides aminés : la protéine 4.1. Celle-ci est reliée par un domaine à la glycophorine membranaire, par

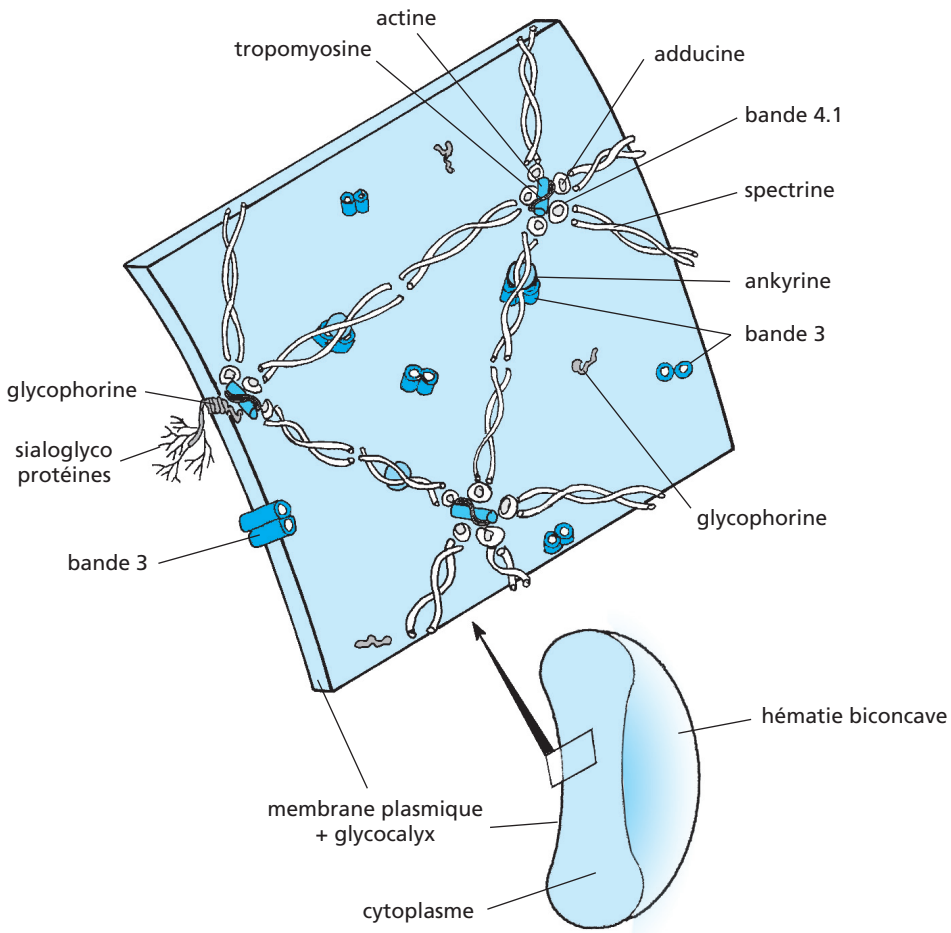


Figure 16.2 Schéma montrant la structure membranaire et cytosquelettique d'un érythrocyte.

un autre domaine à la spectrine et par un autre à un court filament d'actine (13 monomères) stabilisé par une tropomyosine. Ce maillage est ancré à la membrane plasmique par la bande 3, au niveau de la protéine 4.1 ainsi qu'au niveau des tétramères de spectrine, par l'intermédiaire de l'**ankyrine**, une protéine de 215 kDa, associée à la partie cytosolique de la bande 3. Il y a 100 000 molécules d'ankyrine par hématie.

Ce cytosquelette donne sa forme biconcave à l'érythrocyte, ce qui lui confère un volume de 90 μm^3 pour une surface de 130 μm^2, ce qui, par rapport à une sphère de même diamètre, donne une augmentation de surface par rapport au volume et est donc en faveur des échanges.

Le cytoplasme, en plus de l'hémoglobine, contient les substrats et les enzymes impliqués dans la glycolyse anaérobie, de l'anhydrase carbonique, du 2-3-bisphosphoglycérate (2-3-BPG) et diverses substances impliquées dans le maintien d'un état réduit pour le fer héminique, état fondamental à la fonction de cette cellule comme nous allons le voir. Le milieu intracellulaire est fortement réducteur.

Les érythrocytes sont des cellules hautement différenciées et spécialisées dans le transport des gaz respiratoires, particulièrement l'O_2.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

16.1.3 L'hémoglobine

a) Rappels sur la fixation coopérative de l'O_2

L'hémoglobine est un tétramère formé de 2 chaînes α et de 2 chaînes β associées en 2 ensembles : α1 et β1 et α2 et β2. Chaque unité contient un hème au centre duquel est fixé un atome de fer Fe^{2+}. Chaque sous-unité peut fixer une molécule d'oxygène (soit 2 atomes d'oxygène), le tétramère fixe donc 4 molécules d'O_2.

L'O_2 est combiné à la désoxyhémoglobine (HHb) selon l'équation (16.1) :

$$\underset{\text{désoxyhémoglobine}}{HHb + 4O_2} \overset{\text{poumons}}{\underset{\text{tissus}}{\rightleftharpoons}} \underset{\text{oxyhémoglobine}}{HbO_8^- + H^+} \qquad (16.1)$$

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 2, § 2.4.4

Rappel : La fixation d'O_2 cause le déplacement de l'atome de Fe^{2+} qui regagne le plan de l'hème. Ce mouvement minime a des conséquences importantes sur la configuration spatiale de la chaîne α1 : la liaison hydrogène établie entre les hélices H et F par l'intermédiaire de la tyrosine portée par l'hélice H est libérée ; cela entraîne une nouvelle répartition des charges. Finalement, la rupture de liaisons faibles entre les chaînes α provoque leur écartement de 0,1 nm. Une réaction en cascade augmente l'affinité des autres chaînes pour l'O_2.

La fixation de O_2 sur une chaîne modifie sa conformation, c'est typiquement une modification **allostérique**, elle se propage aux autres protomères par **effet coopératif**. La succession des événements peut être résumée par la figure 16.3.

Le milieu réducteur du cytoplasme érythrocytaire (glutathion réduit par la gluthation réductase et le NADPH) empêche que le fer ferreux Fe^{2+} de l'hème ne se transforme en fer ferrique Fe^{3+}. L'hémoglobine à fer ferrique, ou **méthémoglobine**, a une très forte affinité pour O_2, si bien qu'elle ne le libère pas au niveau cellulaire.

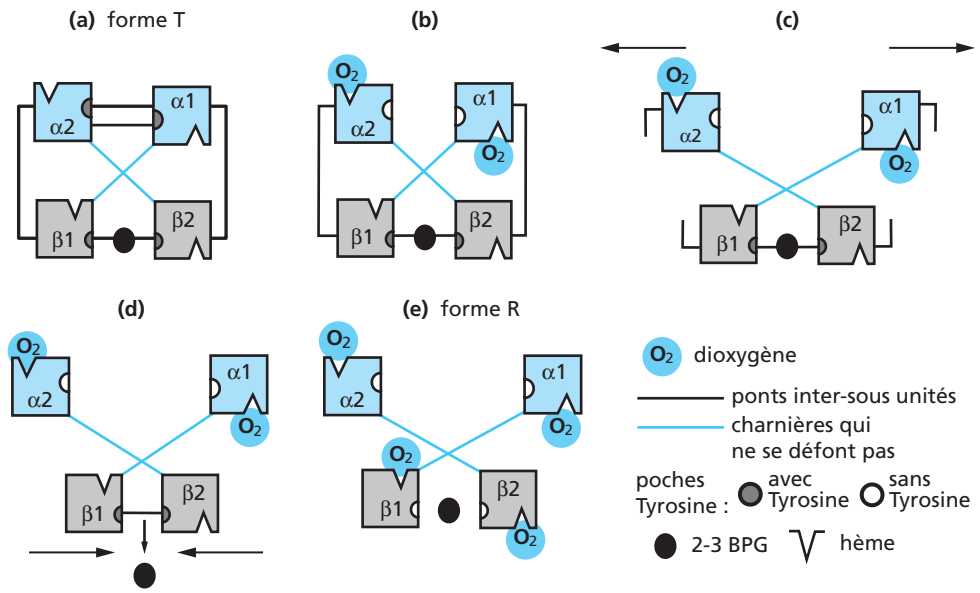


Figure 16.3 Transition allostérique de l'hémoglobine.

(a) forme désoxy-hémoglobine liaisons multiples, forme T (tendue) ; **(b)** fixation difficile du 1er O_2 sur α1, rupture des ponts inter-α, fixation facilitée du 2e O_2 sur α2, rupture des derniers ponts inter-α ; **(c)** écartement des chaînes , rupture des ponts inter α2-β1 et inter α1-β2 ; **(d)** rapprochement des chaînes β, expulsion du 2-3 bisphosphoglycérate de la logette centrale, forme R (relâchée) ; **(e)** rupture de la liaison entre les 2 tyrosines et fixation facilitée des 2 derniers O_2.

b) Rôle du 2-3 bisphosphoglycérate

Dans les érythrocytes, l'affinité de l'hémoglobine vis-à-vis de l'O_2 est 26 fois plus faible que lorsque l'hémoglobine est libre. Cette différence est due à une petite molécule, le 2-3 bisphosphoglycérate (2-3-BPG), qui se loge au cœur du tétramère des chaînes formant l'hémoglobine et fait obstacle à la fixation de l'O_2. Chez d'autres vertébrés, d'autres composés phosphorylés jouent le même rôle : l'ATP chez les poissons, l'inositol phosphate chez les oiseaux. Le 2-3-BPG provient de la dégradation anaérobie du glucose à partir du 1-3-BPG.

16.2 TRANSPORT DU DIOXYGÈNE

Le sang des mammifères transporte l'O_2 depuis les poumons où la pO_2 est de 12,6 kPa jusqu'aux tissus où elle est comprise entre 6,5 kPa dans un tissu au repos et de 3,5 à 1,3 kPa dans un muscle actif. Alors que la demande en O_2 est permanente, il n'existe pas, sauf au niveau des muscles, de mécanismes de mise en réserve. Aussi bien au niveau pulmonaire que tissulaire, les échanges se font par diffusion simple, par conséquent ils ne sont commandés que par le gradient de concentration alimenté par la prise d'O_2 mitochondrial au niveau du tissu consommateur. La quantité totale d'O_2 transporté par le sang chez l'Homme est de l'ordre de 200 mL/L de sang.

16.2.1 Transport sous forme dissoute

Compte tenu de la faible solubilité du O_2 dans l'eau, la quantité dissoute dans le plasma est faible : de l'ordre de 3 mL par litre de sang soit 1,5 % du total transporté. Si ce mode de transport était le seul, il faudrait une pression de 303 kPa au niveau pulmonaire et un débit sanguin 15 fois supérieur pour alimenter les besoins tissulaires. Il faut cependant souligner que l'O_2 transite obligatoirement sous forme dissoute entre les alvéoles pulmonaires et les érythrocytes et des érythrocytes aux tissus.

16.2.2 Transport sous forme combinée à l'hémoglobine

98,5 % du O_2 circule lié à l'hémoglobine dans les érythrocytes ; le pouvoir oxyphorique pour l'hémoglobine est de 1,3 mL de O_2 par g de pigment. La courbe montrant la quantité de O_2 fixée par l'hémoglobine (exprimée en % de saturation) en fonction de la pression de O_2 dans le milieu (exprimée en kPa) a une forme sigmoïde (figure 16.4). Cet aspect a été expliqué précédemment par la liaison coopérative de l'O_2 sur l'hémoglobine. À titre de comparaison, la liaison non coopérative à la myoglobine est figurée. Nous constatons sur cette courbe, qu'au niveau pulmonaire l'hémoglobine est saturée en O_2. Au niveau tissulaire, elle l'est encore à 70 % et, en cas de métabolisme très actif, l'hémoglobine peut céder jusqu'à 84 % de son O_2 (pO_2 de 1,3 kPa dans le tissu).

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 2, § 2.4.4

a) Prise en charge de O_2 au niveau pulmonaire (figure 16.6a)

Au niveau des capillaires alvéolaires, le gradient en faveur de la prise en charge de O_2 par le sang est maximum. La forte affinité de l'hémoglobine pour l'O_2 permet rapidement de l'extraire du plasma, ce qui alimente le flux de O_2 des alvéoles vers le plasma (figure 16.5).
La prise en charge de l'O_2 par l'hémoglobine se fait, comme nous l'avons vu, à une vitesse variable puisque la fixation d'une molécule accélère la fixation des suivantes jusqu'à 200 fois, mais elle est très rapide, de l'ordre de 100 picosecondes (100.10^{-12}s). Ces valeurs sont largement compatibles avec le temps de passage dans les capillaires alvéolaires qui est d'environ 0,25 à 0,70 s, ce qui explique la quasi-égalité entre les pO_2 de l'air alvéolaire et du sang hématosé.
Comme il sera détaillé dans le paragraphe suivant, le proton H^+ se combine à l'ion hydrogénocarbonate (HCO_3^-) et favorise l'élimination de CO_2.

b) Libération d'O_2 au niveau tissulaire (figure 16.6b)

Le mécanisme est l'inverse de celui décrit précédemment : la faible pO_2 favorise la libération de dioxygène à partir de l'oxyhémoglobine et ce d'autant plus facilement qu'un faible abaissement de la pression partielle de O_2 (courbe de la figure 16.4) favorise une dissociation rapide de l'HbO_8^-. L'HHb est reconstituée, ce qui favorise la prise en charge du CO_2.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

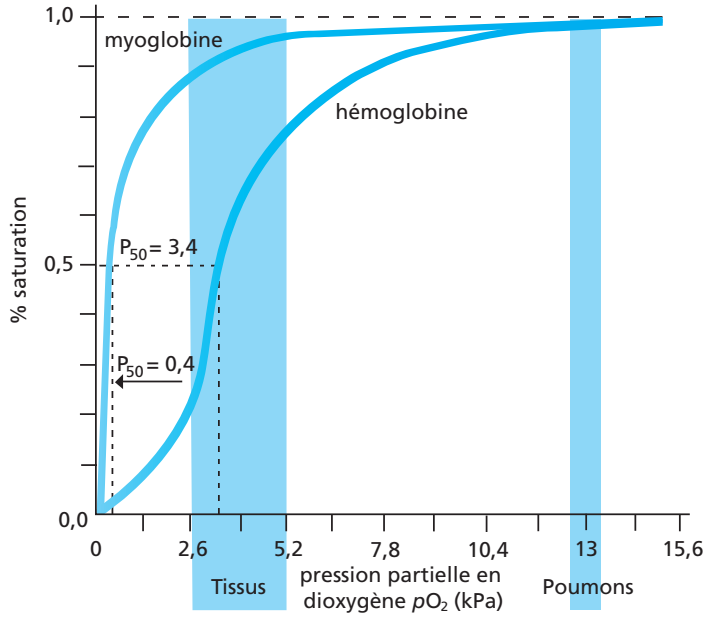


Figure 16.4 Courbe de saturation en dioxygène de l'hémoglobine et de la myoglobine en fonction de la pression partielle en O_2.
(S. Weinman, P. Méhul, Biochimie, structure et fonction des protéines*, Dunod, 2000.)*

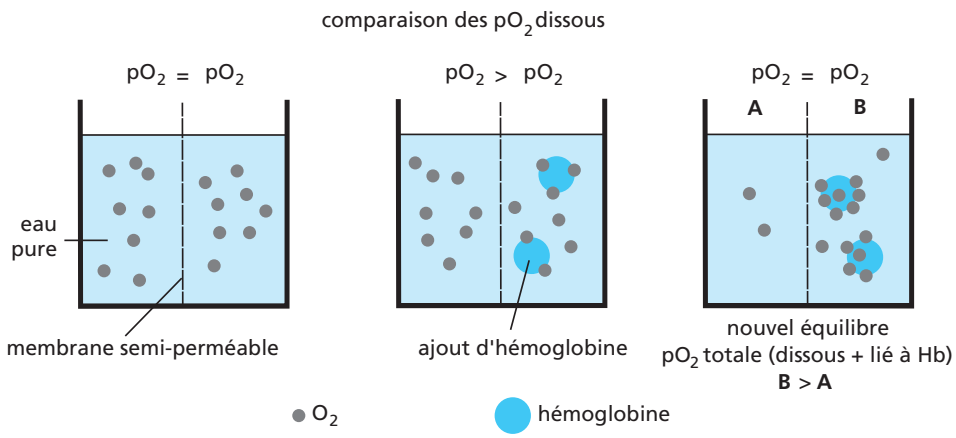


Figure 16.5 Schéma de principe expliquant la prise en charge du O_2 alvéolaire puis plasmatique par l'hémoglobine.

c) Effet de la température sur l'affinité de l'hémoglobine pour l'O_2

Lorsque la température du sang s'élève, l'affinité de l'hémoglobine pour l'O_2 diminue ce qui a pour conséquence de favoriser la libération de dioxygène (figure 16.7). Les mammifères sont des endothermes chez lesquels la température est strictement régulée. Nous savons cependant que l'exercice physique provoque un échauffement qui, s'il est prolongé, met en route les mécanismes visant à abaisser la température, comme la sudation par exemple. C'est au niveau des muscles les plus actifs ou de certains viscères (foie) que l'échauffement est le plus intense et c'est précisément à leur niveau que l'apport en O_2 est facilité, favorisant ainsi le métabolisme aérobie et la production d'ATP.

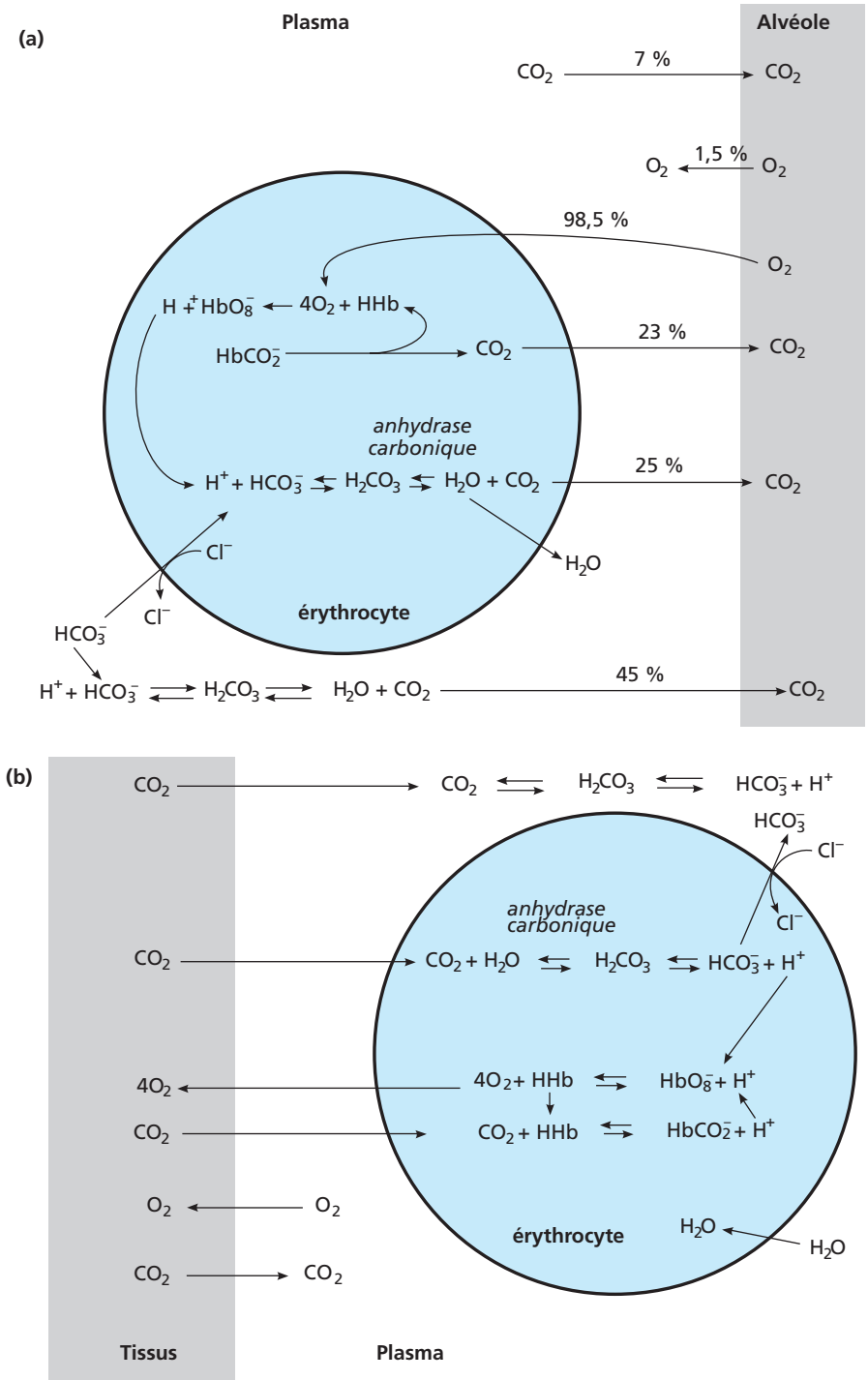


Figure 16.6 les échanges gazeux respiratoires.
(a) au niveau pulmonaire ; **(b)** au niveau tissulaire.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Remarque : on exprime généralement l'affinité d'un ligand pour un substrat par la quantité de ligand (en abscisse) pour laquelle 50 % des sites de liaison possibles sont occupés (comme sur la figure 16.4). Plus l'affinité entre le ligand et le substrat est forte, plus la quantité de ligand correspondant au 50 % est faible. Cette valeur de 50 % est l'inverse de l'affinité. Sur les courbes des figures 16.7 ou 16.8, lorsque les courbes se déplacent vers la droite, la pO_2 correspondant au 50 % augmente, ce qui signifie que l'hémoglobine a moins d'affinité pour l'O_2.

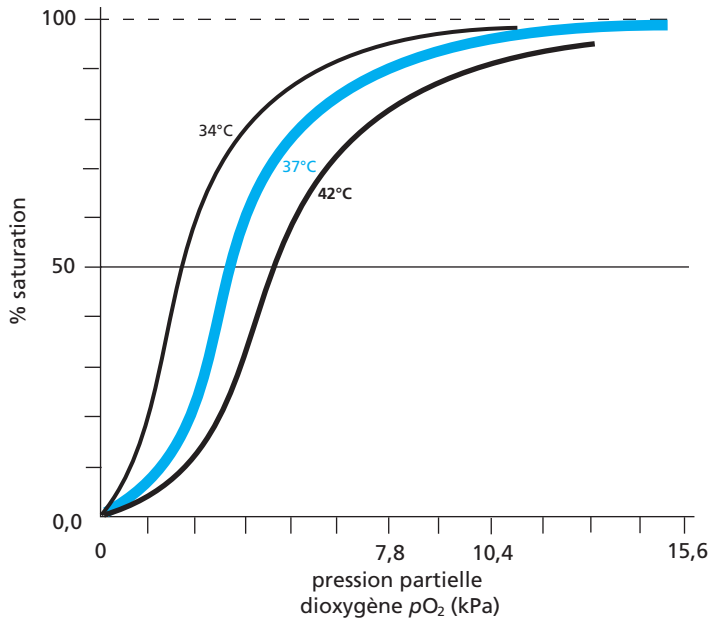


Figure 16.7 Effet de la température sur l'affinité de l'hémoglobine pour le dioxygène.

d) Effet du pH sur l'affinité de l'hémoglobine pour l'O_2

Lorsque le pH diminue, l'affinité de l'hémoglobine pour l'O_2 diminue. Ce phénomène est appelé l'**effet Bohr** (figure 16.8). Il se manifeste peu aux fortes pressions partielles en dioxygène, donc au niveau pulmonaire, mais est plus prononcé au niveau tissulaire. Comme nous le verrons plus bas, la production de CO_2 au niveau des tissus en activité entraîne une élévation de la concentration de H^+. De plus le métabolisme favorise également l'acidification. Donc, plus un tissu est actif, plus son environnement s'acidifie et plus l'O_2 qui lui est fourni est abondant.

Remarque : L'effet Bohr est variable selon les espèces et il n'existe pas chez celles qui vivent dans des eaux riches en dioxyde de carbone. Chez certains poissons, la baisse de pH diminue l'affinité de l'hémoglobine pour l'O_2 mais également sa capacité maximale de fixation, même si la pO_2 est élevée : il s'agit de l'effet Root. En fait, ils disposeraient de 2 hémoglobines : l'une à effet Root, l'autre pas. Cette dernière assurerait un transport minimum, peut-être en rapport avec la vessie gazeuse.

e) Libération de l'O_2 vers un autre ligand : hémoglobine fœtale, myoglobine

L'hémoglobine fœtale, ou hémoglobine F diffère de celle des adultes, ou hémoglobine A, par sa structure : 2 chaînes α et 2 chaînes γ (au lieu de chaînes β) mais également par son affinité plus élevée pour l'O_2. En d'autres termes, la p50 de l'hémoglobine F est plus basse que celle de

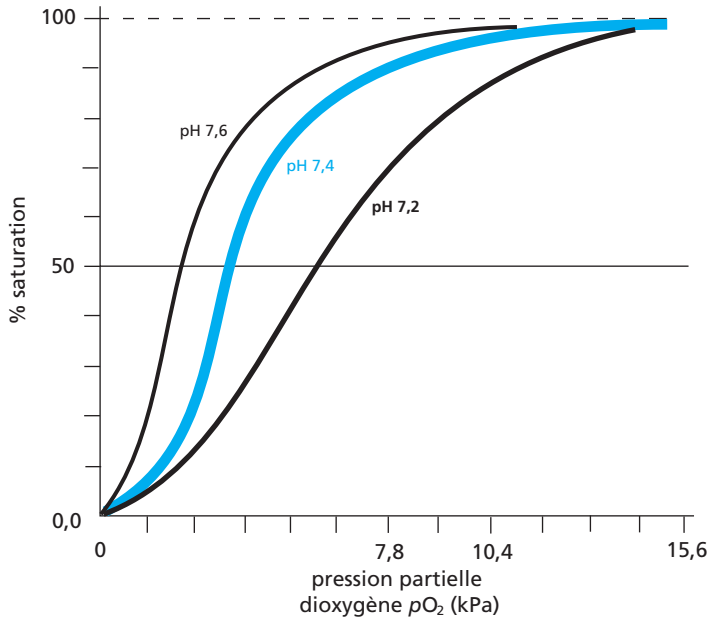


Figure 16.8 Effet du pH sur l'affinité de l'hémoglobine pour l'O_2.

l'hémoglobine A, ce qui permet, au niveau du placenta, le transfert de l'O_2 du sang maternel vers le sang fœtal. Cette différence d'affinité s'explique par une plus faible affinité des chaînes γ vis-à-vis du 2-3-BPG dans les hématies du fœtus.

La myoglobine est une protéine dissoute dans le sarcoplasme des muscles striés, elle ne circule pas. Elle correspond à une seule chaîne de globine. Nous constatons (figure 16.4) que la myoglobine a une affinité pour l'O_2 plus élevée que l'hémoglobine (respectivement P50 de 0,4 et 3,4 kPa). La différence d'affinité permet à l'O_2 d'être transféré de l'hémoglobine à la myoglobine. La myoglobine stocke l'O_2 qui sera utilisé lors de l'exercice musculaire (chapitre 15). Chez l'homme, sur les 1,95 L d'O_2, 13 % sont stockés dans les muscles (61 % sont transportés dans le sang et 36 % contenus dans les poumons). Chez les mammifères plongeurs, les muscles stockent jusqu'à 25 % de l'O_2.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 2, § 2.4

L'examen de la figure 16.4 montre que la myoglobine retient fortement l'O_2 pour des pO_2 très faibles, ne le libérant qu'au fur et à mesure des besoins mitochondriaux.

Les transferts de O_2 sont régulés par des facteurs physiques qui agissent directement sur l'affinité de l'hémoglobine, mais la quantité de O_2 transportée régule également le fonctionnement et le nombre d'érythrocytes (encart 16.3).

Des anomalies portant sur des chaînes de globine ont des conséquences sur les transports d'O_2. Ainsi la thalassémie est une anomalie héréditaire qui sévit sur le pourtour méditerranéen; elle porte sur le gène qui code la globine β. Les sujets atteints ont des hématies fragiles et en nombre insuffisant (2 10^6/µL de sang).

La drépanocytose, est aussi due à une anomalie portant sur le gène qui code la globine β. Lorsque cette hémoglobine anormale (hémoglobine S) libère son O_2, elle cause une déformation de l'hématie qui prend une forme « en faucille » ce qui gène sa circulation et cause l'obstruction des petits vaisseaux. Les individus hétérozygotes disposent d'hématies normales qui compensent la fonction.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

ENCART 16.3

Intégration fonctionnelle du transport de O_2 par les érythrocytes

Lorsque le nombre d'érythrocytes diminue (suite à une hémorragie par exemple), ou lorsque la quantité d'O_2 est insuffisante (comme lors d'un séjour prolongé en altitude) ou lorsque la demande en O_2 est durablement accrue (sportifs à entraînement intense), l'érythropoïèse est augmentée. Ce sont des cellules rénales qui sont sensibles à l'hypoxie, elles produisent en réponse une hormone : l'**érythropoïétine (EPO)** qui stimule la multiplication et la différenciation des cellules souches érythrocytaires de la moelle rouge des os. Des érythrocytes fonctionnels sont produits en 5 à 7 jours. La production d'hémoglobine réclame la mobilisation de fer. Celui-ci est recyclé et prélevé au niveau intestinal. Il circule lié à une protéine porteuse : la **sidérophiline** (= transferrine) et est stocké dans le foie et la rate sous une forme non cytotoxique liée à des protéines (ferritine, hémosidérine). Une partie du fer est excrétée ; les besoins quotidiens chez l'humain sont de 1 à 2 mg. La vitamine B_{12} et l'acide folique sont nécessaires à l'érythropoïèse qui est également stimulée par la testostérone, ce qui explique que le nombre de globules rouges soit légèrement plus élevé chez les hommes que chez les femmes.

L'augmentation du nombre d'érythrocytes peut être considérée comme **une réponse lente** à l'hypoxie. Les populations humaines vivant en permanence en altitude (parfois à plus de 4 000 m) ont un nombre de globules rouges plus élevé que celles vivant à basse altitude. Cette réponse de l'organisme est parfois mise à profit par les sportifs de haut niveau qui effectuent des stages en altitude en préparation de compétitions. À défaut, des injections d'EPO, qui sont l'un des moyens de dopage courant, peuvent apporter le même résultat mais faut-il encore agir avec prudence car un hématocrite supérieur à la normale (45 %) peut entraîner de graves troubles circulatoires allant jusqu'à l'obstruction des vaisseaux.

L'hypoxie peut également avoir pour conséquence des **réactions à court terme**.

Une baisse de la concentration en oxygène, par exemple au début d'un séjour en altitude, provoque une augmentation du taux de 2-3 BPG et donc une diminution de l'affinité de l'hémoglobine pour l'O_2. Ce mécanisme est défavorable à la prise d'O_2 mais il est facilement compensable par l'hyperventilation, en revanche, il est positif sur la libération d'O_2 au niveau tissulaire.

La régulation de la ventilation respiratoire ajuste à tout moment le rythme respiratoire aux besoins tissulaires. Des récepteurs bulbaires répondent à une baisse de pH ou à une augmentation de la pCO_2 en accélérant la ventilation. La même réponse est apportée lorsque la pO_2 baisse ou que la pCO_2 augmente dans le sang artériel carotidien ou aortique. Des propriocepteurs musculaires stimulent la respiration avant même les variations de la composition des gaz dans le sang. De nombreuses influences du système nerveux central entrent également en jeu.

Voir chapitres 18 et 19

La régulation cardio-vasculaire, en ajustant le débit sanguin général et local, permet d'assumer les apports en O_2 et l'élimination de CO_2 en fonction des besoins. Au niveau local, l'élévation de température, l'acidification du milieu, l'abaissement de la pO_2 provoquent une vasodilatation donc un apport sanguin. La régulation nerveuse est complexe et varie suivant les tissus et les récepteurs mis en jeu.

16.3 TRANSPORT DE DIOXYDE DE CARBONE

La pCO_2 du sang arrivant aux poumons par les artères pulmonaires est de 6,37 kPa, elle est de 5,33 kPa dans le sang quittant les poumons par les veines pulmonaires. La quantité de CO_2 produite chez l'Homme est de l'ordre de 200 mL/minute, cette quantité est transportée et éliminée dans le même temps. La forte solubilité du CO_2 en milieu aqueux (30 fois plus que l'O_2) ne pose pas de problème de transport. Le CO_2 est transporté sous trois formes : dissoute, combinée à l'eau ou liée aux protéines, dont l'hémoglobine.

16.3.1 Transport sous forme dissoute

La pCO_2 dissoute, telle qu'indiquée plus haut, représente 40 à 50 mL de CO_2 par litre soit **7 à 10 % du CO_2 transporté**.

16.3.2 Transport sous forme liée à l'eau

Le CO_2 dissous dans le plasma se combine à l'eau pour former de l'acide carbonique ; cet acide faible et instable se dissocie en ion hydrogénocarbonate et H^+. Ces réactions sont réversibles et s'équilibrent en fonction de la loi d'action de masse.

$$\underset{1\,000}{CO_2 + H_2O} \xrightleftharpoons[\text{Anhydrase carbonique}]{} \underset{1}{H_2CO_3} \rightleftharpoons \underset{20\,000}{HCO_3^- + H^+} \qquad (16.2)$$

Au niveau des hématies, la présence d'une enzyme, **l'anhydrase carbonique**, accélère l'hydratation du CO_2. Cette action est réversible.

Compte tenu du pH alcalin et de la salinité du sang, pour 1 000 molécules de CO_2, on en trouve une de H_2CO_3 et 20 000 ions HCO_3^-. Toute acidification du sang déplace la réaction vers l'acide carbonique et la libération de CO_2. Inversement, lorsque les protons H^+ sont pris en charge par des protéines plasmatiques ou l'hémoglobine, l'équilibre est déplacé en faveur de la production d'HCO_3^-.

Le transport du CO_2 lié à l'eau représente **60 à 70 % du transport total**.

Dans le plasma, cette réaction est lente, en revanche, elle est rapide dans les hématies en raison de la présence d'anhydrase carbonique et c'est grâce à cette enzyme que le CO_2 peut être pris en charge ou relargué dans le faible temps de passage dans les capillaires tissulaires ou pulmonaires. Au fur et à mesure que le CO_2 entre dans le sang, il est pris en charge dans l'érythrocyte et forme rapidement du HCO_3^- et des ions H^+ tamponnés par l'hémoglobine. Les ions hydrogénocarbonates ne s'accumulent pas dans l'érythrocyte, ils en sortent par la protéine bande 3 (§ 16.1.2) qui transporte également le Cl^- en sens inverse. Par ce mécanisme, l'équilibre électrique de l'érythrocyte est respecté mais son équilibre osmotique est déplacé, il est rétabli par une entrée d'eau. Cet échange d'anions est le « **phénomène Hamburger** » (figures 16.6a et b).

La pCO_2 est équilibrée de part et d'autre de la membrane de l'hématie mais le pH érythrocytaire est légèrement plus acide que celui du plasma, par conséquent, le taux de HCO_3^- est plus faible dans les hématies que dans le plasma. Compte tenu de leur volume respectif, le plasma transporte environ deux fois plus d'ions hydrogénocarbonates que les hématies.

16.3.3 Transport sous forme de carbamines

Au contact des groupements aminés de la globine et des protéines plasmatiques, le CO_2 se lie selon la réaction (16.3) :

$$R\text{-}NH_2 + CO_2 \rightleftharpoons R\text{-}NH\text{-}COO^- + H^+ \qquad (16.3)$$

La quantité de composés carbaminés formés dépend du nombre de NH_2 libres qui augmente avec le pH sanguin et le taux de CO_2.

La **carbhémoglobine**, formée par liaison du CO_2 à l'hémoglobine transporte le CO_2 sans entrer en concurrence avec la prise en charge du O_2. Ce transport représente **15 à 20 % du total**, il dépend uniquement de la pCO_2 et est rapide. L'oxyhémoglobine, est légèrement plus acide que l'hémoglobine désoxygénée et elle fixe moins de CO_2 (figure 16.9).

Le monoxyde de carbone (CO) peut se fixer sur l'hémoglobine avec une très forte affinité et empêcher la fixation de l'O_2 (encart 16.4).

16.3.4 Influence de la fixation de O_2 par l'hémoglobine sur le transport de CO_2

Au niveau tissulaire, l'oxyhémoglobine libère son O_2, une fois désoxygénée, son affinité pour le CO_2 augmente et il se forme de la carbhémoglobine et des ions H^+ qui sont tamponnés par

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

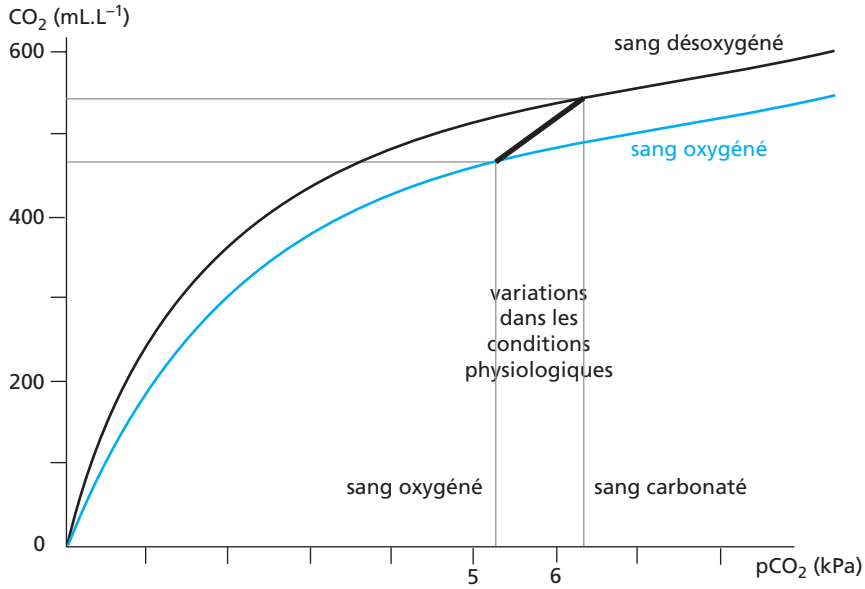


Figure 16.9 Courbes de saturation du sang en CO_2 en fonction de la pCO_2.

l'hémoglobine elle-même, grâce aux groupes imidazoles de l'histidine. L'hémoglobine désoxygénée a un meilleur pouvoir tampon que l'oxyhémoglobine (ces aspects ne seront pas étudiés ici.).

Au niveau alvéolaire, la pCO_2 est plus faible que dans le sang, le CO_2 quitte la carbhémoglobine et est éliminé ; les ions H^+ sont également libérés, ils se combinent à l'ion **hydrogénocarbonate**, l'équilibre bascule vers la formation d'acide carbonique et la libération de CO_2. L'hémoglobine se charge en O_2 et perd son affinité pour le CO_2.

Ce mécanisme, qui favorise le transfert de CO_2 au niveau tissulaire et pulmonaire, est symétrique de l'effet Bohr décrit précédemment pour l'O_2 ; c'est l'**effet Haldane**.

16.3.5 Synthèse résumant les transports du CO_2 entre compartiments tissulaires, sanguins et pulmonaires

a) Prise en charge du CO_2 au niveau tissulaire

Au niveau tissulaire, la concentration de CO_2 est telle qu'il diffuse des tissus au plasma (figure 16.6b).

Une partie se combine à l'eau et reste dans le plasma, elle forme de l'acide carbonique puis des ions hydrogénocarbonate et des protons H^+. Ces derniers sont tamponnés par les protéines plasmatiques. Une partie reste dans le plasma sous forme dissoute.

Une partie pénètre dans les hématies et, grâce à l'**anhydrase carbonique**, forme rapidement de l'acide carbonique, des ions hydrogénocarbonates et des protons H^+. Cette acidification est tamponnée par l'hémoglobine mais elle abaisse l'affinité de l'oxyhémoglobine pour l'O_2 qui est libéré (effet Bohr). Suivant le gradient de concentration, l'O_2 sort de l'érythrocyte et, via le plasma, gagne les tissus. L'hémoglobine désoxygénée prend en charge une partie du CO_2 qui a pénétré dans l'hématie et forme de la carbhémoglobine (effet Haldane).

Le bilan total provoque une accumulation d'ion hydrogénocarbonate dans l'érythrocyte. Ils en sortent par la protéine bande 3 et dans le plasma sont équilibrés électriquement par la libération de H^+ à partir des protéines plasmatiques. L'entrée d'eau qui accompagne l'effet Hamburger provoque un léger gonflement des hématies chargées en CO_2. Au niveau des capillaires alvéolaires, elles sont ralenties, ce qui augmente le temps d'échange avec l'air pulmonaire et la libération de CO_2.

b) Libération du CO_2 au niveau pulmonaire

Au niveau pulmonaire, les gradients sont inversés par rapport à ce qu'ils sont au niveau tissulaire, par conséquent le CO_2 va du sang vers les alvéoles (figure 16.6a). La concentration en ions hydrogénocarbonate baisse et le phénomène Hamburger est inversé, les ions Cl^- et l'eau sortent de l'hématie dont le volume diminue. Rappelons que la pCO_2 alvéolaire n'est pas nulle et que dans le sang oxygéné qui quitte les poumons, la pCO_2 est de 5,36 kPa.

De plus, le transfert du CO_2 est accéléré grâce à la présence d'une anhydrase carbonique située sur la membrane interne et dans les cellules de l'endothélium vasculaire. L'enzyme convertit une partie de l'HCO_3^- plasmatique en CO_2, ce dernier est recombiné en HCO_3^- dans la cellule endothéliale puis à nouveau en CO_2 vers la face externe de la cellule.

ENCART 16.4

Les effets toxiques du monoxyde de carbone

Le monoxyde de carbone, CO, est un gaz incolore, inodore non irritant, d'une densité voisine de celle de l'air (0,967), qui résulte des combustions incomplètes des matières carbonées. Ce gaz extrêmement toxique peut être accidentellement inhalé (500 décès par an en France à cause d'appareils de chauffage défaillants) ; à la concentration de 0,1 % dans l'air, il est mortel en 1 heure, à 1 % il l'est en 15 minutes et à 10 % immédiatement. À faible dose, les premiers symptômes sont des maux de tête, des nausées et une sensation de fatigue. À plus fortes doses, ces symptômes s'accentuent, s'y ajoutent des étourdissements, une somnolence, une baisse des réflexes et du jugement puis l'évanouissement et la mort. La gravité de l'intoxication au CO dépend de la quantité de CO mais également de la durée d'exposition. Les enfants qui ont une respiration brève, les insuffisants respiratoires ou les personnes en activité physique intense sont les plus sensibles au CO ainsi que les tissus les plus actifs : système nerveux, muscle, placenta. Lorsque la pression partielle de O_2 baisse, en altitude par exemple, la toxicité du CO augmente.

Le CO a une affinité 220 fois supérieure à celle de l'O_2 pour l'hémoglobine, il conduit à la formation de **carboxyhémoglobine** difficilement dissociable, ce qui diminue les capacités de transport de l'O_2 par le sang. De plus, le CO bloque les enzymes de la chaîne respiratoire mitochondriale. La proportion de carboxyhémoglobine ne devrait pas dépasser 1 % chez un adulte en bonne santé, elle peut atteindre 15 % suite au tabagisme*, les premiers troubles apparaissent vers 5 %. À l'équilibre, dans une atmosphère contenant 1 000 ppm de CO (= 1 L/m³ d'air), le taux de carboxyhémoglobine est de 50 %.

La myoglobine a une affinité 2 fois plus importante pour le CO que pour l'O_2 ce qui réduit l'oxygénation des fibres musculaires.

Dans les érythrocytes, le CO diminue la fixation de 2-3 BPG donc la libération d'O_2 au niveau tissulaire.

Le CO se fixe sur les oxydases, comme le cytochrome P450 et les inactive.

Au niveau vasculaire, le CO provoque une vasodilatation suivie de micro-hémmoragies.

Le CO traverse facilement la barrière placentaire et peut se fixer sur l'hémoglobine fœtale.

En cas d'intoxication, il faut soustraire la victime aux émanations en veillant soi-même à ne pas y succomber, aérer les lieux, faire appel aux services de secours spécialisés, évacuer les personnes non encore touchées. L'oxygénothérapie en O_2 pur est le seul moyen qui permette de déplacer le CO de la carboxyhémoglobine. L'oxygénothérapie isobare doit être donnée à haut débit : 10 L/minute pendant 6 heures, puis pendant 3 heures avec un mélange à 50 % d'O_2, puis à 30 % pendant 12 à 24 heures. L'oxygénothérapie hyperbare (1 heure à 3 atmosphères d'O_2 + palier de décompression) peut être employée si ce dispositif est disponible. Un suivi de la victime est indispensable pour surveiller d'éventuelles complications neurologiques, vasculaires et autres.

*Une cigarette émet 50 mg de CO.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

CONCLUSION

La faible solubilité de l'O_2 en phase aqueuse et la forte solubilité du CO_2 dans les mêmes conditions impliquent des modes de transport radicalement différents. Le transport de l'O_2 par l'hémoglobine est réglé entre des valeurs compatibles avec sa prise en charge au niveau pulmonaire et sa libération au niveau tissulaire par le taux de 2-3-BPG.
Le transport du CO_2, essentiellement combiné à l'eau sous forme d'ions hydrogénocarbonates, a d'importantes conséquences sur la variation du pH compensées par les systèmes tampons du sang.
Le transport de l'O_2 par un pigment séquestré dans les érythrocytes permet de contenir une importante quantité de protéines sans influer sur la pression oncotique du sang, mais ces cellules transporteuses sont hautement différenciées et spécialisées pour remplir cette fonction.
L'ensemble de ces échanges est sous la dépendance de nombreux paramètres : pH sanguin et tissulaire, pression artérielle et diamètre des vaisseaux (donc débit sanguin), volume et fréquence respiratoire (donc débit respiratoire). Le détail de ces régulations n'est pas exposé ici, certaines sont automatiques, d'autres commandées volontairement. Soulignons qu'initialement les transports d'O_2 répondent à la demande tissulaire qui se manifeste par l'établissement d'un gradient de concentration gazeux, un abaissement du pH et une élévation de la température. Le transport du CO_2 a aussi pour point de départ le gradient au niveau tissulaire.
Le transport des gaz respiratoires par le sang répond parfaitement aux besoins de l'organisme grâce à une bonne adéquation entre les divers paramètres pulmonaires, sanguins et tissulaires qui commandent prise en charge et libération.

RÉVISER

L'essentiel

Les gaz respiratoires des vertébrés sont transportés par le sang. L'O_2, peu soluble, est essentiellement pris en charge au niveau pulmonaire par l'hémoglobine séquestrée dans les érythrocytes. Quatre molécules d'O_2 sont transportées par molécule d'hémoglobine. L'affinité du complexe est telle que l'hémoglobine libère l'O_2 au niveau tissulaire suivant le gradient de concentration pour ce gaz, l'inverse se produit au niveau pulmonaire. Les effets du gradient de concentration sont renforcés par la diminution de l'affinité de l'hémoglobine pour l'O_2 au niveau tissulaire en réponse à une augmentation de température et un abaissement du pH qui résultent de l'élévation du métabolisme. La fixation d'O_2 n'a rien à voir avec une oxydation.
Le CO_2 circule dans le plasma et les érythrocytes dissous ou combiné à l'eau sous forme d'ions hydrogénocarbonates. Dans les hématies, il peut également être pris en charge par l'hémoglobine. La combinaison à l'eau, accélérée par l'anhydrase carbonique dans les érythrocytes, provoque la formation d'acide carbonique instable qui se dissocie en ion hydrogénocarbonate et en H^+. Ces réactions réversibles s'équilibrent en fonction de la concentration en CO_2 et du pH.
Une élévation de la pCO_2 au niveau tissulaire provoque une élévation de la concentration en ions H^+, ce qui favorise la dissociation du complexe hémoglobine-O_2 et la libération de O_2. Cette hémoglobine désoxygénée (**et non pas réduite**) a une affinité accrue pour le CO_2 qu'elle prend en charge.
Au niveau pulmonaire, la faible pCO_2 crée un gradient qui favorise son élimination du sang, et diminue la concentration en ions H^+. Cette élévation du pH augmente l'affinité de l'hémoglobine pour l'O_2 et diminue son affinité pour le CO_2 qui est éliminé. D'autre part, le gradient d'O_2 est en faveur de son passage des alvéoles vers le sang. (figure de synthèse)

Mots-clés

- 2-3-bisphosphoglycérate
- allostérie
- anhydrase carbonique
- ankyrine
- carbamine
- carbhémoglobine
- carboxyhémoglobine
- chlorocruorine
- cœlome
- effet Bohr
- effet coopératif
- effet Haldane
- EPO
- érythrocytes
- érythropoïétine
- globules rouges
- hématies
- hème
- hémérythrine
- héminique
- hémocœle
- hémocyanine
- hémolymphe
- hydrogénocarbonate (ion)
- liquide interstitiel
- lymphe
- métallo-protéine
- méthémoglobine
- monoxyde de carbone (CO)
- phénomène Hamburger

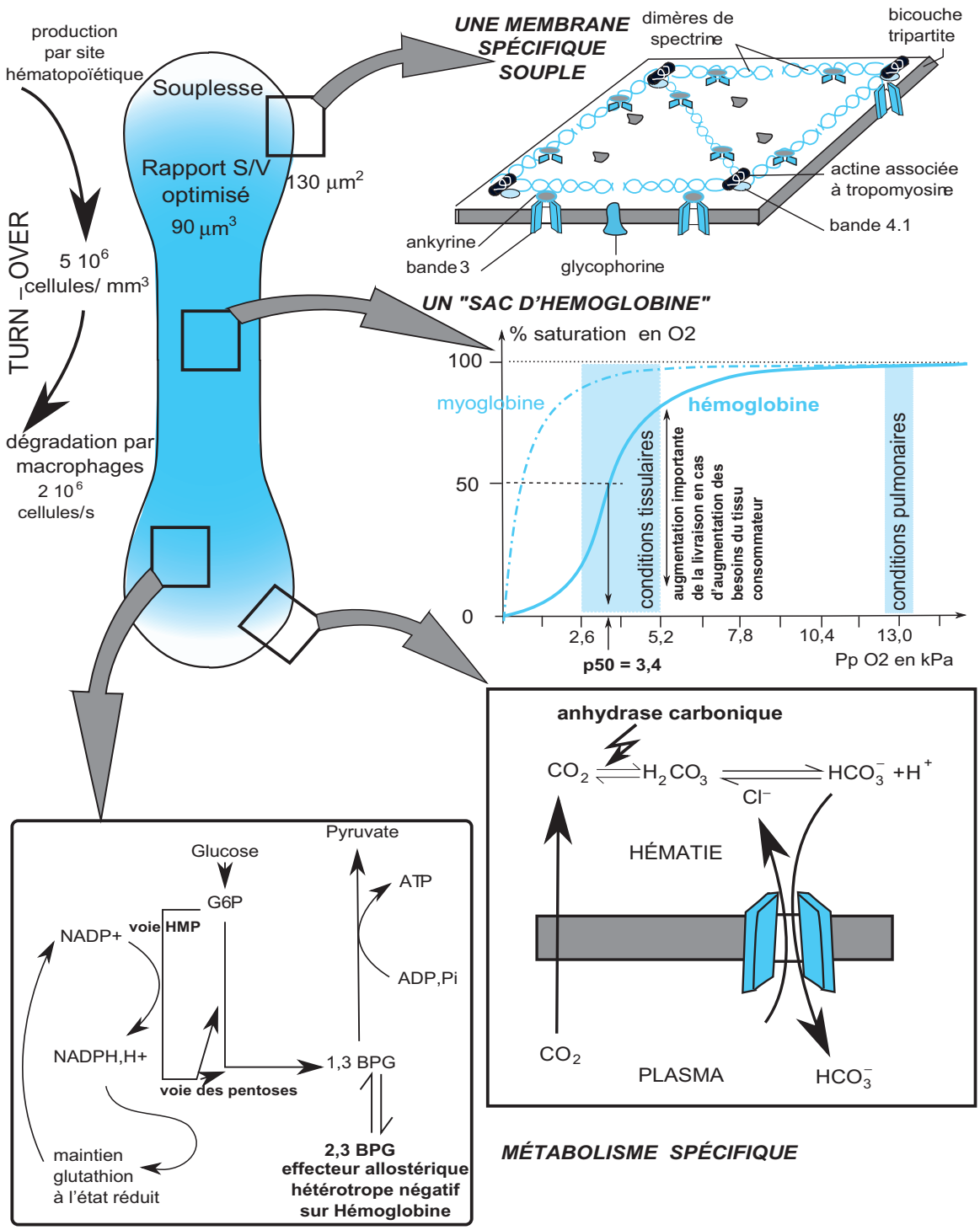


Figure de synthèse

Transport des gaz respiratoires par les hématies et échanges gazeux respiratoires.

RÉVISER

Attention

- Ne confondez pas :
  – dioxygène O_2 (la molécule), Oxygène O^{2-} (l'atome) et l'ion superoxyde $O_2^{\cdot-}$;
  – carbhémoglobine, carboxyhémoglobine, carbamine, méthémoglobine ;
  – monoxyde de carbone (CO) et dioxyde de carbone (CO_2) ;
  – pression et tension ;
  – sang, lymphe, hémolymphe.
- L'hémoglobine n'est pas un tétramère de la myoglobine.
- La « globine » est la protéine qui constitue les chaînes α, β, ou γ de l'hémoglobine, en fait les globines sont légèrement différentes.
- La fixation du dioxygène sur l'hémoglobine n'est pas une oxydation et sa libération n'est pas une réduction.
- Les différents pigments respiratoires ont chacun leurs spécificités. Ce qui est détaillé dans ce chapitre à propos de l'hémoglobine des mammifères et particulièrement de l'humain, ne peut pas être généralisé aux autres pigments.

Mots-clés (suite)

- plasma
- protéine-bande-3
- protoporphyrine
- sang
- sidérophiline
- spectrine

S'ENTRAÎNER

QCM

1. L'hémoglobine est : ❑ a. une métalloprotéine, ❑ b. formée de 2 sous-unités semblables, ❑ c. thermostable, ❑ d. formée de sous-unités reliées par le hème, ❑ e. formée de sous-unités dont chacune contient un hème.

2. La fixation du dioxygène : ❑ a. provoque une oxydation du fer du hème, ❑ b. se fait sur la globine, ❑ c. se fait sur le hème, ❑ d. se fait selon un ordre précis sur les différentes sous-unités, ❑ e. modifie la structure de la sous-unité, ❑ f. modifie les liaisons covalentes qui relient les différentes sous-unités.

3. Le dioxyde de carbone : ❑ a. est majoritairement transporté sous forme dissoute, ❑ b. est majoritairement transporté sous forme d'ions hydrogénocarbonates, ❑ c. entre en compétition avec le dioxygène au niveau de l'hémoglobine, ❑ d. est pris en charge par des transports actifs au niveau des cellules endothéliales, ❑ e. provoque une acidification du sang.

4. La formation d'ions hydrogénocarbonates est : ❑ a. une hydratation du CO_2, ❑ b. catalysée par une anhydrase carbonique plasmatique, ❑ c. possible sans l'intervention d'enzymes, ❑ d. dépend du pH, ❑ e. limitée aux érythrocytes.

5. Le CO_2 est : ❑ a. transportable par les protéines, ❑ b. transportable par l'hémoglobine, ❑ c. fixé par la myoglobine, ❑ d. complètement évacué du sang à chaque passage pulmonaire, ❑ e. stocké dans le sang sous forme gazeuse.

6. Au niveau pulmonaire : ❑ a. le diazote ne passe pas dans le sang, ❑ b. l'O_2 passe passivement des alvéoles au sang, ❑ c. une partie des ions hydrogénocarbonates plasmatiques passe dans l'érythrocyte ❑ d. le CO empêche la fixation de O_2, ❑ e. une anhydrase carbonique endothéliale accélère l'évacuation du CO_2.

7. Au niveau tissulaire : ❑ a. le pH sanguin est modifié, ❑ b. l'oxyhémoglobine libère tout l'O_2 qu'elle transporte, ❑ c. l'hémoglobine désoxygénée a une affinité accrue pour le CO_2, ❑ d. une partie des ions hydrogénocarbonates plasmatiques passe dans l'érythrocyte, ❑ e. les érythrocytes augmentent de volume.

8. L'érythrocyte est : ❑ a. une cellule spécialisée peu différenciée, ❑ b. une cellule qui ne se renouvelle jamais, ❑ c. une cellule qui se renouvelle par divisions rapides dans le foie, ❑ d. muni d'un solide cytosquelette qui le rend indéformable, ❑ e. une cellule mobile qui parcourt plusieurs centaines de km au cours de sa vie.

9. L'hémolymphe : ❑ a. des crustacés contient une hémocyanine à Cu^{+}, ❑ b. de certains vers marins contient de l'hémérythrine de couleur rose, ❑ c. qui contient de l'hémocyanine a une belle couleur verte, ❑ d. de certaines annélides contient de la chlorocruorine qui est un pigment héminique contenant du Fe^{2+}, ❑ e. des insectes transporte les gaz respiratoires sous forme dissoute.

10. Les gènes qui codent la globine chez différents organismes : ❑ a. se ressemblent, ❑ b. dérivent d'un gène ancestral apparu au Crétacé, ❑ c. gouvernent la synthèse de protéines proches qui diffèrent par leur structure quaternaire, ❑ d. ne comportent pas d'introns, ❑ e. se retrouvent également chez certains végétaux.

Questions de synthèse

Les ligands de l'hémoglobine.

Dioxyde de carbone et milieu intérieur.

L'approvisionnement en dioxygène des cellules à partir de l'atmosphère. On se limitera au cas des mammifères (*banque Agro-Véto 2006*).

Analyse de document

Interprétez la figure 16.10 qui montre l'évolution de la concentration en ion hydrogénocarbonate du sang artériel lors de perturbations non compensées du pH sanguin. Les perturbations d'origine respiratoire sont l'objet d'une des questions de synthèse (ci-dessus). L'acidose d'origine métabolique est due, par exemple, à la formation d'acide lactique lors d'un effort, de corps cétoniques lors du diabète ou à la perte de liquide alcalin lors de diarrhées. L'alcalose métabolique est peu fréquente (perturbations dues à l'évacuation de suc gastrique par vomissements).

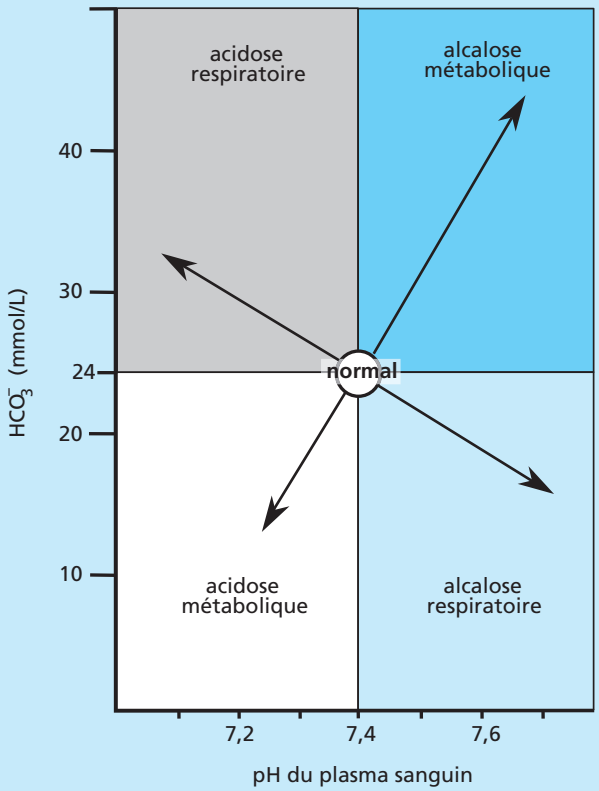


Figure 16.10

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Pompe cardiaque et mise en circulation du sang

CHAPITRE 17

Plan

17.1 La double activité cardiaque
17.2 Origine de la rythmicité cardiaque
17.3 Contrôle de l'activité cardiaque

Introduction

L'étude du transport des gaz respiratoires, au chapitre 16, a montré un des aspects de l'importance de la circulation sanguine. Outre O_2 et CO_2, le sang transporte des nutriments (comme le glucose), des déchets du métabolisme, des messagers intercellulaires (chapitre 10), assurant ainsi les corrélations trophiques et hormonales au sein de l'organisme.

Chacun sait que le moteur essentiel de la circulation sanguine est le cœur, dont l'activité est, au sens commun, un des signes de la vie.

- Le cœur d'un animal vivant se contracte : quels sont les mécanismes de cette activité, qui apparaît être d'abord mécanique ?
- Le cœur bat rythmiquement : quelle est l'origine de la rythmicité cardiaque ? Comment est déclenchée la contraction cardiaque ?
- Le cœur bat de façon variable suivant l'état physiologique de l'organisme : comment son activité est-elle contrôlée ?

Voir *Biologie 1re année*, TP8, § 8.3a

L'étude sera limitée, conformément au programme, au cas des Mammifères. L'anatomie d'ensemble du cœur et sa place au sein d'une double circulation ont pu être étudiées lors de la dissection de la souris.

Ce chapitre sera l'occasion de mettre en évidence des relations entre structures et fonctions à différentes échelles d'organisation.

17.1 LA DOUBLE ACTIVITÉ CARDIAQUE

17.1.1 Activité mécanique : la contraction cardiaque

Cette activité sera étudiée successivement à l'échelle de l'organe puis à l'échelle cellulaire.

a) Mise en évidence à l'échelle de l'organe

Trois types de méthodes permettent d'étudier l'activité mécanique du cœur dans l'organisme. Les résultats de deux d'entre elles sont présentés par la figure 17.4.

➤ Auscultation

Pratiquée couramment à l'aide d'un stéthoscope, elle permet d'entendre des bruits associés au fonctionnement du cœur, notamment ceux causés par la fermeture des valvules cardiaques et artérielles.

➤ Échographie cardiaque

Cette technique consiste à envoyer des ultrasons à travers la paroi du thorax. La réflexion de ces ondes sur les structures cardiaques permet de suivre les modifications de diamètre des cavités et les mouvements des valvules (exercice 17.1).

➤ Mesure des pressions intracardiaques

Méthode plus délicate à mettre en œuvre, elle consiste à introduire des capteurs de pression, via les vaisseaux sanguins, dans les différentes cavités cardiaques.

b) Circulation unidirectionnelle du sang dans le cœur

Avant d'étudier le détail des résultats de ces études dynamiques, nous préciserons le circuit du sang à l'intérieur des cavités cardiaques. L'observation du cœur d'un mammifère de boucherie (figure 17.1) montre qu'il est formé de 2 oreillettes et de 2 ventricules.

Après dissection, dont rend compte le modèle anatomique de la figure 17.2 Modèle anatomique de cœur humain, cahier couleur page 9, on constate que cet organe est complètement cloisonné en deux parties, une droite et une gauche. Chaque moitié du cœur comprend :

- une **oreillette**, flasque, où arrivent les veines reconnaissables à leur section aplatie lorsqu'elles sont vidées de leur sang ; sur un cœur intact, on compte quatre veines pulmonaires rejoignant l'oreillette gauche et deux veines caves rejoignant la droite ;
- un **ventricule**, dont la paroi musculeuse est épaisse, en relation avec une (à gauche) ou deux (à droite) artères dont la section reste béante ;
- entre oreillette et ventricule de chaque côté, on remarque, sur la coupe transversale, la présence de **valvules auriculo-ventriculaires** reliées à des expansions du muscle ventriculaire par des filaments fibreux qui les empêchent de se retourner dans la cavité auriculaire ; ainsi le mouvement du sang ne peut se faire que de l'oreillette vers le ventricule du même côté ;
- à la base des artères, des **valvules sigmoïdes** contrôlent aussi le sens de la circulation du sang : du ventricule gauche vers l'aorte, du ventricule droit vers les artères pulmonaires.

Le tableau 17.1 précise l'état des valvules en fonction des valeurs relatives des pressions sanguines (notées P) régnant dans les cavités qu'elles séparent.

Tableau 17.1 Fonctionnement des valvules cardiaques et artérielles.

Valvules	Condition d'ouverture	Condition de fermeture
Auriculo-ventriculaires	P oreillette > P ventricule	P oreillette < P ventricule
Sigmoïdes	P ventricule > P artère	P ventricule < P artère

La figure 17.3 récapitule le sens d'écoulement du flux sanguin à travers les cœurs droit et gauche.

c) Chronologie du cycle cardiaque

Le fonctionnement du cœur gauche sera pris comme exemple pour cette étude. La figure 17.4 récapitule l'évolution de différents paramètres mécaniques dans le ventricule gauche et l'aorte au cours d'un cycle cardiaque.

➤ Durée d'un cycle

La durée est bien entendue variable d'un individu à un autre et en fonction des conditions physiologiques (§ 17.3). Cependant, au repos, une valeur de la **fréquence cardiaque** (qui sera notée FC) de 70 battements par minute (70 bpm) peut être retenue. La durée moyenne correspondante du cycle cardiaque est de 0,8 s.

➤ Diastole/systole

L'étude de la pression et du volume ventriculaires permet de distinguer deux phases principales du cycle. Lors de la systole ventriculaire, d'une durée de 0,3 s, le ventricule se contracte : la pression intraventriculaire augmente (étapes **2** et **3** de la figure 17.4) ou le volume ventriculaire diminue (étapes **3** et **4** de la figure 17.4). Pendant le reste du cycle, soit 0,5 s, le ventricule se relâche (diastole ventriculaire) : la pression intraventriculaire diminue (étapes **5** et **6** de la figure 17.4) ou le volume ventriculaire augmente (étapes **6**, **7** et **1** de la figure 17.4).

La même alternance systole/diastole existe pour les oreillettes avec une chronologie différente. L'activité cardiaque consiste donc en une alternance rythmique de relâchements, au cours desquels les cavités cardiaques se remplissent, et de contractions au cours desquelles les cavités se vident. Sur le plan chronologique, le relâchement est plus long que la contraction.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

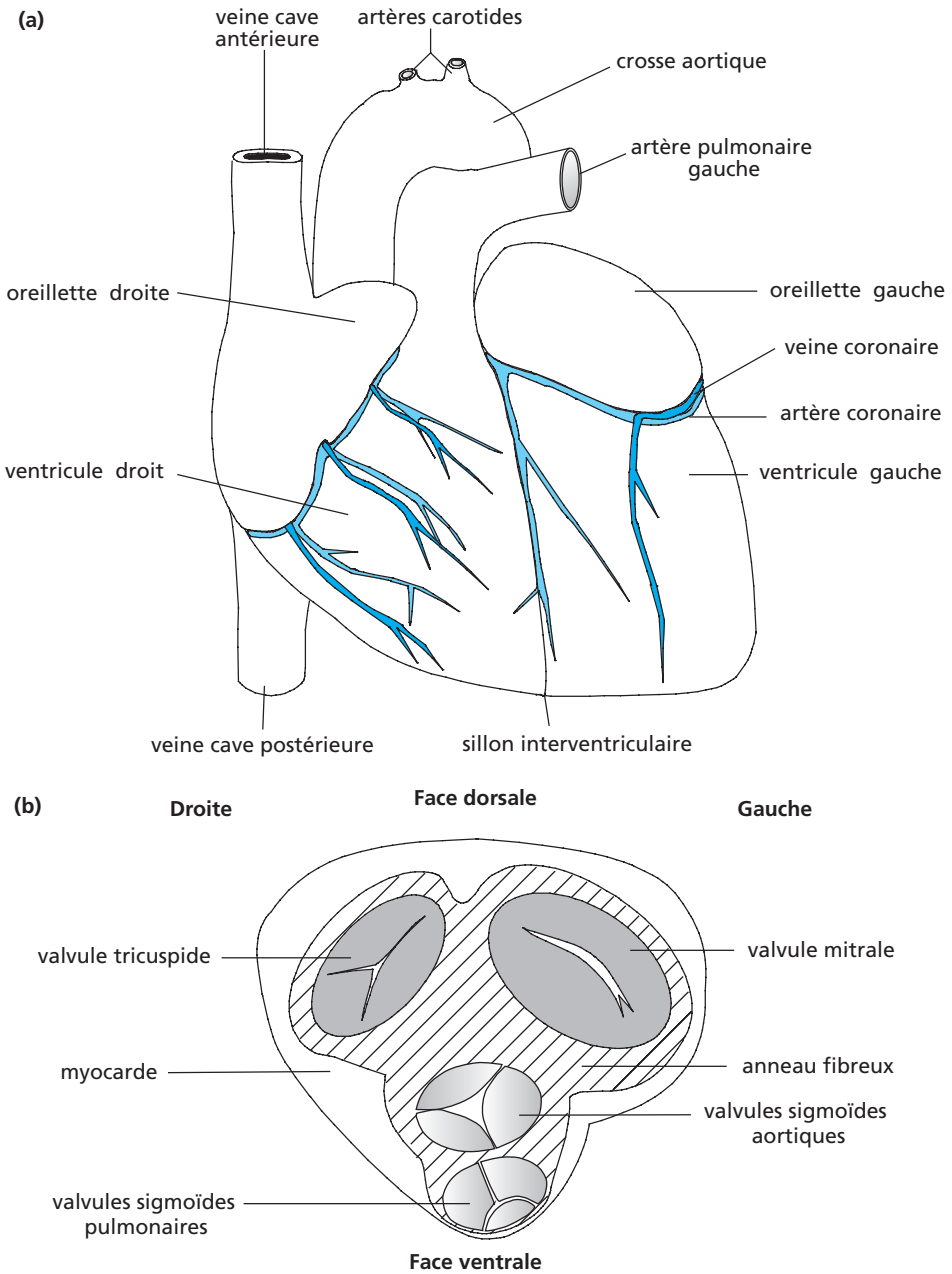


Figure 17.1 Organisation du cœur d'un mammifère.

(a) Vue externe de la face ventrale. Les veines pulmonaires ne sont pas visibles sur cette face. **(b)** Coupe transversale à la limite entre oreillettes et ventricules permettant l'observation des valvules. Les valvules auriculo-ventriculaires sont formées de trois lames membraneuses à droite (valvule tricuspide) et de deux lames à gauche (valvule mitrale). Les valvules artérielles, dites sigmoïdes, ont une forme en gousset dont le bord libre est tourné vers la cavité artérielle (forme en « nid de pigeon »).

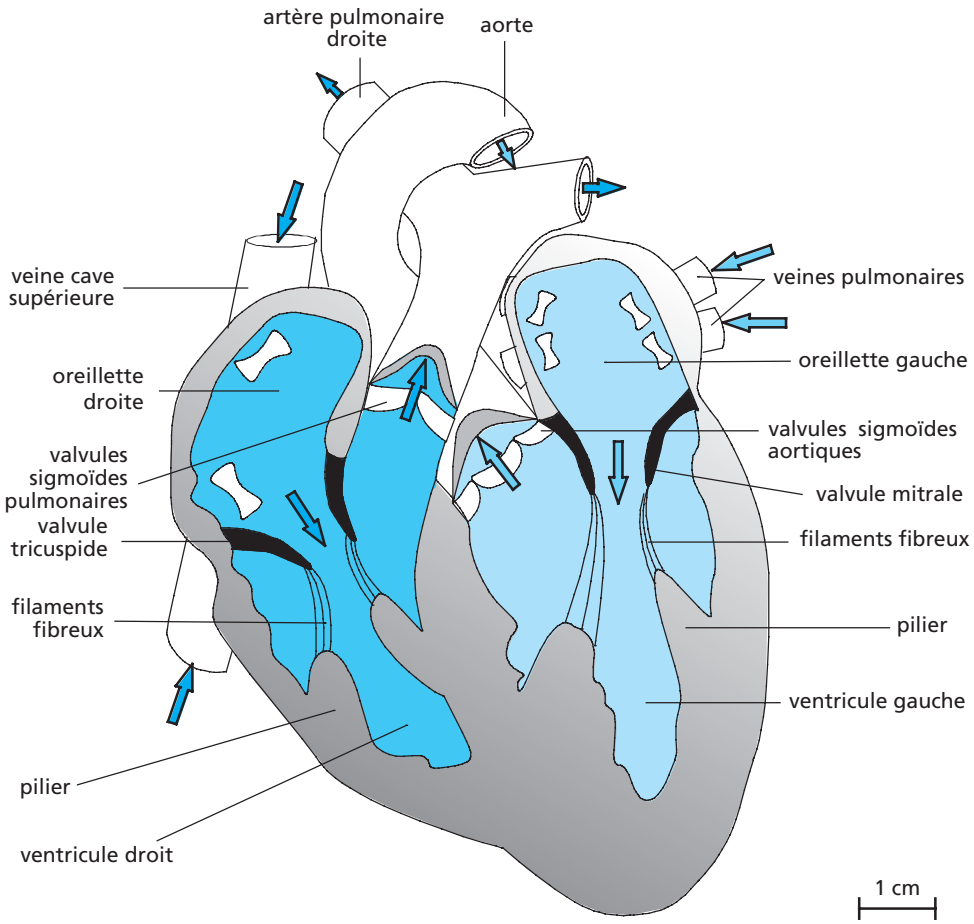


Figure 17.3 Schéma fonctionnel de la circulation intracardiaque sur une coupe longitudinale du cœur.

Le cœur gauche, qui reçoit le sang des poumons et le propulse dans la circulation générale, contient du sang hématosé (bleu clair). Le cœur droit qui reçoit le sang des organes et le propulse dans la circulation pulmonaire contient du sang carbonaté (bleu foncé). Cette figure doit toujours être présentée dans le sens indiqué, à savoir la partie gauche du cœur sur la droite de l'observateur.

➤ Systole ventriculaire

Elle débute en même temps que s'entend le **premier bruit du cœur**, sourd et prolongé (B1 sur la figure 17.4), qui a une double origine : la fermeture des valvules auriculo-ventriculaires (valvule mitrale à gauche) suivie de la vibration du sang dans le ventricule en contraction. La fermeture de la valvule mitrale est un processus purement passif qui se produit lorsque la pression ventriculaire devient supérieure à la pression auriculaire. Au début de la systole, le ventricule est plein de sang ; le volume ventriculaire, alors appelé **volume télédiastolique**, est de 135 mL.

Lors de l'étape **2** de la figure 17.4, le volume ventriculaire ne change pas. Les valvules situées à l'entrée comme à la sortie du ventricule étant fermées, le sang ne s'écoule pas. Seule la pression sanguine ventriculaire augmente. C'est la **contraction isovolumétrique**.

Lorsque la pression sanguine intraventriculaire devient supérieure à la pression aortique, les valvules sigmoïdes s'ouvrent : le sang s'écoule du ventricule gauche (pression plus élevée) dans

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

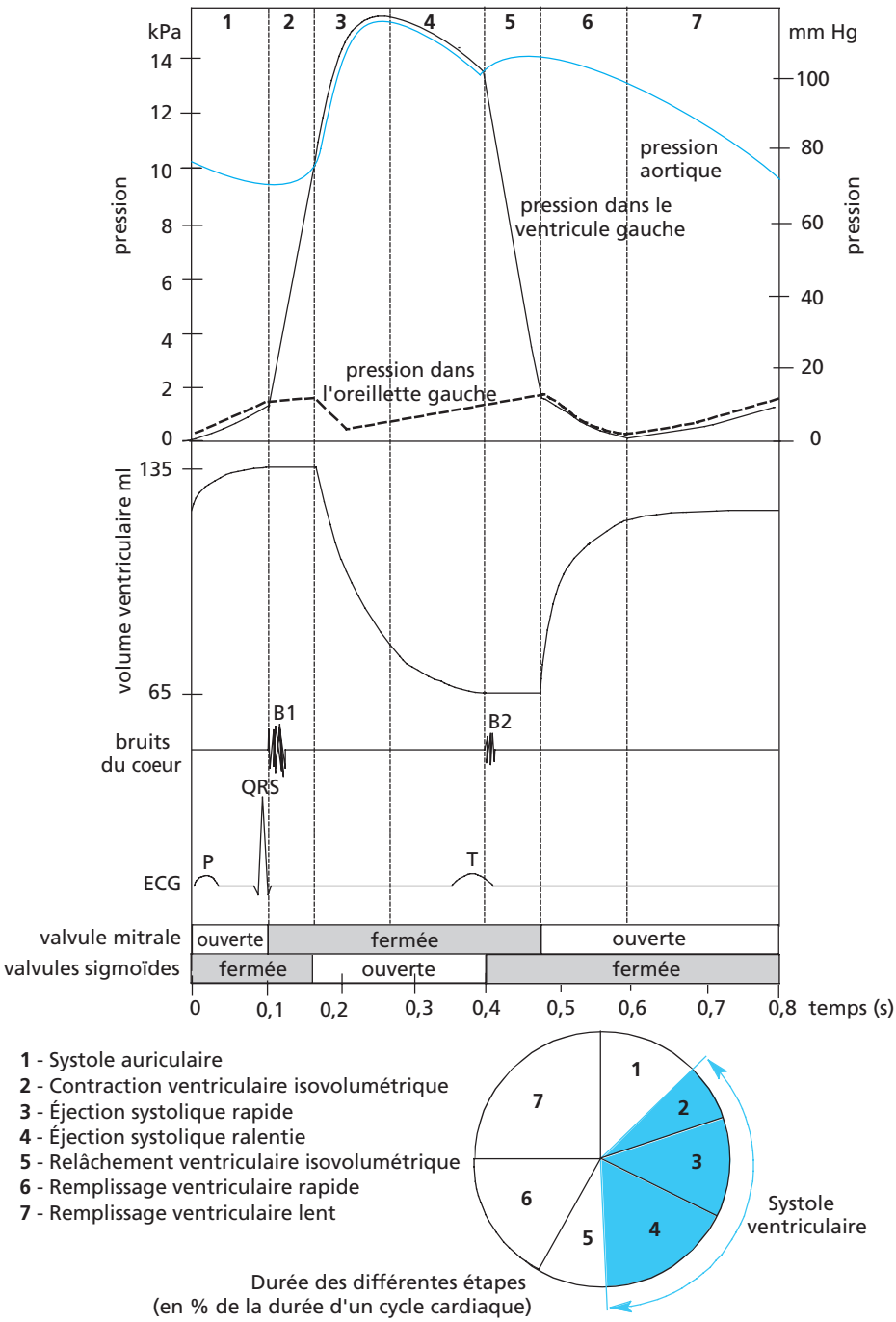


Figure 17.4 Évolution des pressions et volumes dans les cavités du cœur gauche et dans l'aorte au cours d'un cycle cardiaque.

L'électrocardiogramme (ECG) sera étudié au § 17.1.2b. On pourra se référer au tableau 17.1 pour corréler les variations de pression et le jeu des valvules.

l'aorte (pression plus faible) : c'est **l'éjection systolique**. Le débit et la pression du sang dans l'aorte commencent par augmenter (étape **3** : éjection rapide) avant de diminuer (étape **4** : éjection ralentie). L'écoulement se poursuit tant que la pression ventriculaire est supérieure à la pression aortique.

Voir « la pression artérielle », chapitre 18, § 18.1.1a

L'ordre des pressions finit par s'inverser, sous l'effet de l'élasticité de la paroi artérielle qui restitue en fin de systole une partie de l'énergie potentielle accumulée au début. Alors survient le **second bruit du cœur** (B2 sur la figure 17.4), plus sec et plus court que le premier, il correspond à la fermeture des valvules sigmoïdes et marque le début de la diastole.

À la fin de la systole, le ventricule n'est pas vide de sang ; il contient encore près de la moitié de ce qu'il contenait au début : le **volume télésystolique** est égal à 65 mL. On appelle **volume d'éjection systolique** (qui sera noté VS), le volume éjecté par un ventricule au cours d'une systole. Il se calcule suivant la relation (17.1).

$$VS = V_{télédiastolique} - V_{télésystolique} \qquad (17.1)$$

Dans les conditions de repos, VS est ainsi égal à 70 mL.

➤ Diastole ventriculaire

Elle débute, comme il vient de l'être dit, par le second bruit du cœur. Les valvules étant fermées à l'entrée comme à la sortie du ventricule, dans une première phase, le volume ventriculaire reste constant et égal au volume télésystolique. Seule la diminution de la pression ventriculaire marque cette phase de **relâchement isovolumétrique** (étape **5** sur la figure 17.4).

Lorsque la pression ventriculaire devient inférieure à la pression auriculaire, les valvules auriculo-ventriculaires s'ouvrent : le sang qui revient dans l'oreillette gauche par les veines pulmonaires à la faveur de la diastole auriculaire, s'écoule vers le ventricule. Le **remplissage ventriculaire** est d'abord rapide (étape **6**), puis plus lent (étapes **7** et **1**).

➤ Systole auriculaire

Voir « la retour du sang au cœur », chapitre 18, § 18.3.2

Les oreillettes sont relâchées pendant la plus grande partie du cycle cardiaque (diastole auriculaire). La pression sanguine dans l'oreillette gauche étant inférieure à celle des veines pulmonaires, le sang du système veineux revient dans l'oreillette. La systole auriculaire (étape **1**) survient à la fin de la diastole ventriculaire. Elle n'est pas essentielle pour le remplissage ventriculaire. En effet, chez un individu au repos, 80 % du remplissage ventriculaire est effectué avant la systole auriculaire. Cependant, lorsque la fréquence cardiaque augmente beaucoup et que la phase de remplissage ventriculaire est raccourcie, le rôle de la systole auriculaire n'est plus négligeable.

La figure 17.5 récapitule les cinq phases (deux pour la systole ventriculaire, trois pour la diastole ventriculaire) qui se succèdent dans le cœur gauche au cours d'un cycle cardiaque.

d) Comparaison du fonctionnement des cœurs droit et gauche

Une étude identique à celle qui vient d'être faite sur le cœur gauche peut être conduite sur le cœur droit. Nous nous contenterons de comparer les résultats obtenus sur les deux parties du cœur. Les phases recensées au paragraphe précédent sont **synchrones** pour les deux parties du cœur : les ventricules gauche et droit se contractent et se relâchent ensemble ; il en est de même pour les oreillettes ; les valvules d'un même type s'ouvrent et se ferment ensemble. Les volumes sanguins auriculaires ou ventriculaires sont identiques dans le cœur droit et le cœur gauche à chaque étape du cycle. Il en résulte que le volume VS est le même pour les deux ventricules.

On peut ainsi définir le **débit cardiaque**, qui sera noté DC, comme le volume sanguin éjecté par chaque ventricule, dans la circulation artérielle par unité de temps. DC se calcule suivant la relation (17.2).

$$DC = VS \times FC \qquad (17.2)$$

Avec les valeurs de VS et FC obtenues chez un sujet humain au repos, on obtient le résultat (17.3).

$$VS = 0{,}070 \text{ L.battement}^{-1} \qquad FC = 70 \text{ battements.min}^{-1}$$
$$DC = 0{,}070 \times 70 \approx 5 \text{ L.min}^{-1} \qquad (17.3)$$

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

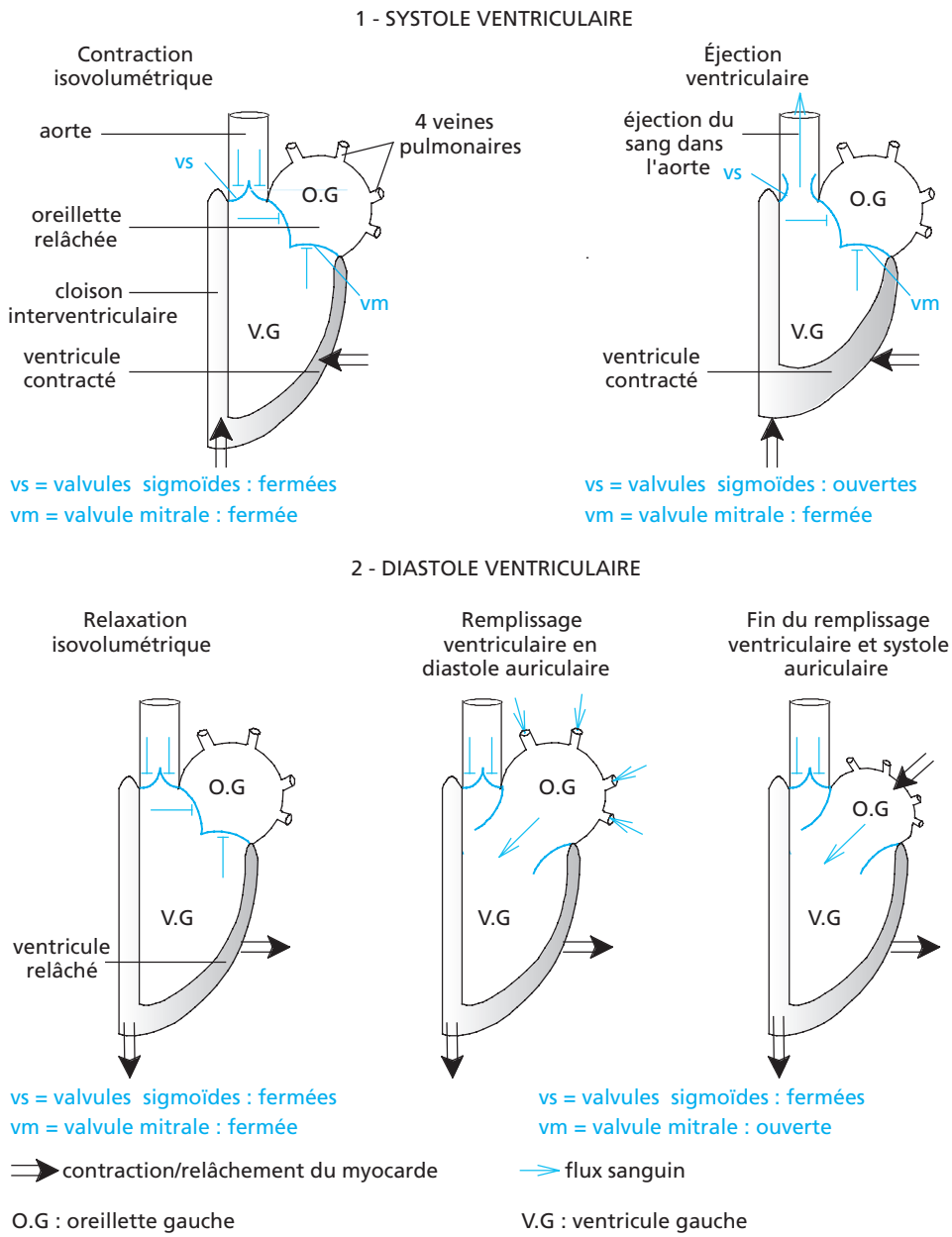


Figure 17.5 Récapitulatif des phases du cycle cardiaque (coupe longitudinale schématique du cœur gauche).
Le cycle étant synchrone pour les deux moitiés du cœur, le cœur droit n'est pas représenté.

Ainsi, au repos, chaque ventricule propulse par minute un volume de sang équivalent au volume sanguin de l'organisme.

Seules les **pressions sanguines** diffèrent de façon très importante dans les ventricules droit et gauche, et dans les artères qui en partent (tableau 17.2).

Si les débits sanguins propulsés par les deux ventricules sont identiques, la pression d'éjection est environ cinq fois plus élevée pour le ventricule gauche que pour le ventricule droit.

TABLEAU 17.2 PRESSIONS SANGUINES DES CŒURS DROIT ET GAUCHE, ET DES ARTÈRES ASSOCIÉES.

Pression sanguine kPa		Cœur droit et artères pulmonaires	Cœur gauche et aorte
Oreillette	Diastole	0,6	1,3
	Systole	1,2	2,0
Ventricule	Diastole	0,5	1,2
	Systole	3,2	16,0
Artère	Diastole	1,3	9,0
	Systole	3,2	16,0

La figure 17.6 montre l'évolution de ces paramètres au cours du cycle cardiaque, pour les ventricules droit et gauche de l'Homme. Ces résultats permettent de calculer le travail effectué par chaque ventricule. En effet, le travail W d'une force F dont le point d'application se déplace d'une longueur L se calcule suivant la relation (17.4).

$$W = F.L \qquad (17.4)$$

Or, la force F est le produit de la pression P qu'elle exerce par la surface S sur laquelle elle s'applique. En reportant cette relation dans (17.4), on obtient le résultat (17.5).

$$W = P.S.L = P.V \qquad (17.5)$$

Le **travail cardiaque** est donc égal au produit de la pression ventriculaire par le volume ventriculaire. Le travail effectué par chaque ventricule est proportionnel à la surface du graphique correspondant. Pour un même débit, le ventricule gauche fournit un travail environ quatre fois plus élevé que le ventricule droit. Adaptation à cette différence fonctionnelle, la paroi musculaire du ventricule gauche est beaucoup plus épaisse que celle du ventricule droit. Le travail du cœur gauche a trois effets principaux :

- il permet d'établir la différence de pression entre le ventricule gauche et l'oreillette droite qui fait circuler le sang dans l'organisme ;
- il sert à vaincre les forces de frottement dans les vaisseaux systémiques ;
- il sert à vaincre les forces de pesanteur.

e) Activité mécanique des cellules cardiaques

Voir « histologie du cœur », TP5, § 5.2.3a

L'étude histologique du cœur montre que le myocyte strié cardiaque présente une structure très proche de celle du myocyte strié squelettique. À leur extrémité, les myocytes cardiaques s'insèrent sur un tissu fibreux, qui constitue le squelette du cœur (figure 17.1b). L'étude des mécanismes cellulaires de la contraction ne sera donc pas faite ici pour le myocyte cardiaque. Nous nous contenterons de rappeler l'essentiel des résultats vus au chapitre 13 : l'énergie mécanique est produite par l'interaction ATPasique des filaments d'actine et de myosine du cytosquelette ; le travail consécutif au déplacement initial d'une tête de myosine sur l'actine est amplifié par la disposition des molécules d'actine et de myosine en myofilaments ainsi que par la disposition de ces filaments en sarcomères et par la juxtaposition des sarcomères dans le myocyte.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.4.2

Cependant, les myocytes cardiaques présentent quelques particularités structurales liées aux spécificités de leur fonctionnement. Les fibres cardiaques sont ramifiées à leurs extrémités. Elles sont aussi beaucoup plus courtes que les fibres squelettiques (50 µm de long environ) : les cellules adjacentes sont reliées par des **disques intercalaires** (ou stries scalariformes) dont les segments transverses sont constitués par des desmosomes qui assurent une solidarité mécanique entre les myofibrilles des deux cellules. Le rôle des jonctions communicantes des segments longitudinaux des disques intercalaires sera vu au § 17.2.2. Ces caractéristiques permettent aux cardiomyocytes d'exercer des forces dans plusieurs directions de l'espace, comme c'est le cas pour un muscle entourant une cavité. Ainsi, alors que dans le muscle strié squelettique une variation de longueur des cellules entraîne une variation de longueur de

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

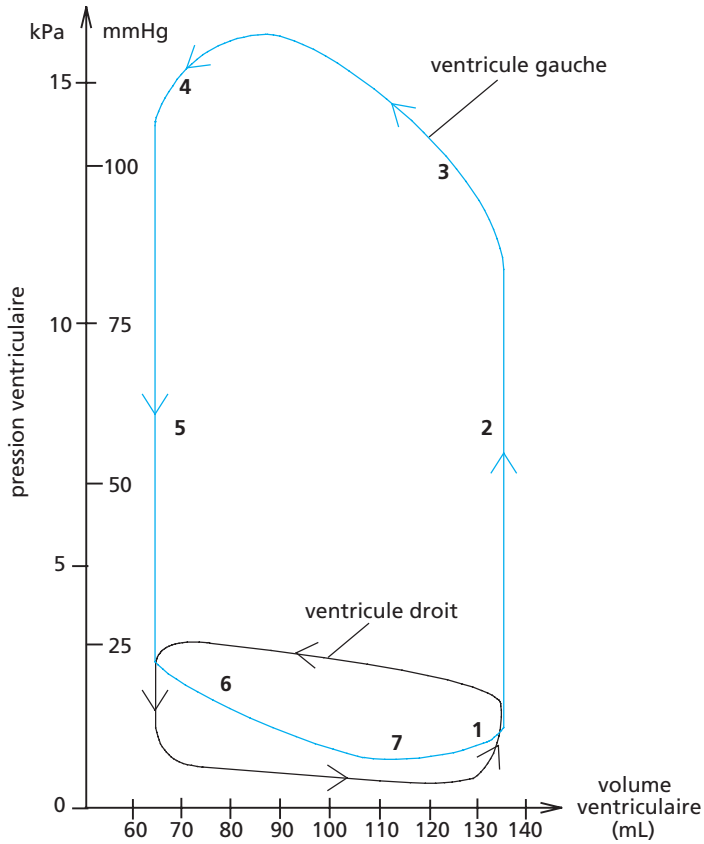


Figure 17.6 Évolution de la pression et du volume de chaque ventricule au cours du cycle cardiaque.
Les numéros des étapes du cycle ventriculaire sont identiques à ceux de la figure 17.4.

l'organe, dans le cœur, une variation de longueur à l'échelle cellulaire se traduit par une variation de volume (remplissage/vidange) à l'échelle de l'organe.

17.1.2 Activité électrique

Voir chapitre 14, § 14.1.1

Comme les cellules musculaires striées squelettiques, les cellules musculaires striées cardiaques (cellules myocardiques) présentent une activité électrique associée à leur activité mécanique. Celle-ci peut être enregistrée à deux niveaux d'organisation différents : celui de chaque cellule prise individuellement, et celui de l'organe. Nous commencerons par étudier l'échelle cellulaire, car, dans le cadre du programme, elle seule conduit à une interprétation fonctionnelle précise.

a) À l'échelle cellulaire : le potentiel d'action cardiaque

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, figure 3.18

L'étude de l'activité électrique de cellules cardiaques isolées se fait au moyen de deux microélectrodes permettant l'enregistrement de la différence de potentiel transmembranaire. La figure 17.7 présente les résultats obtenus sur une cellule ventriculaire.

➤ Potentiel de repos des cellules cardiaques

En l'absence de toute stimulation, la face cytoplasmique de la membrane d'une cellule myocardique est électronégative par rapport à la face extracellulaire. La valeur du potentiel de repos est de l'ordre de –90 mV (segment 4 sur la figure 17.7).

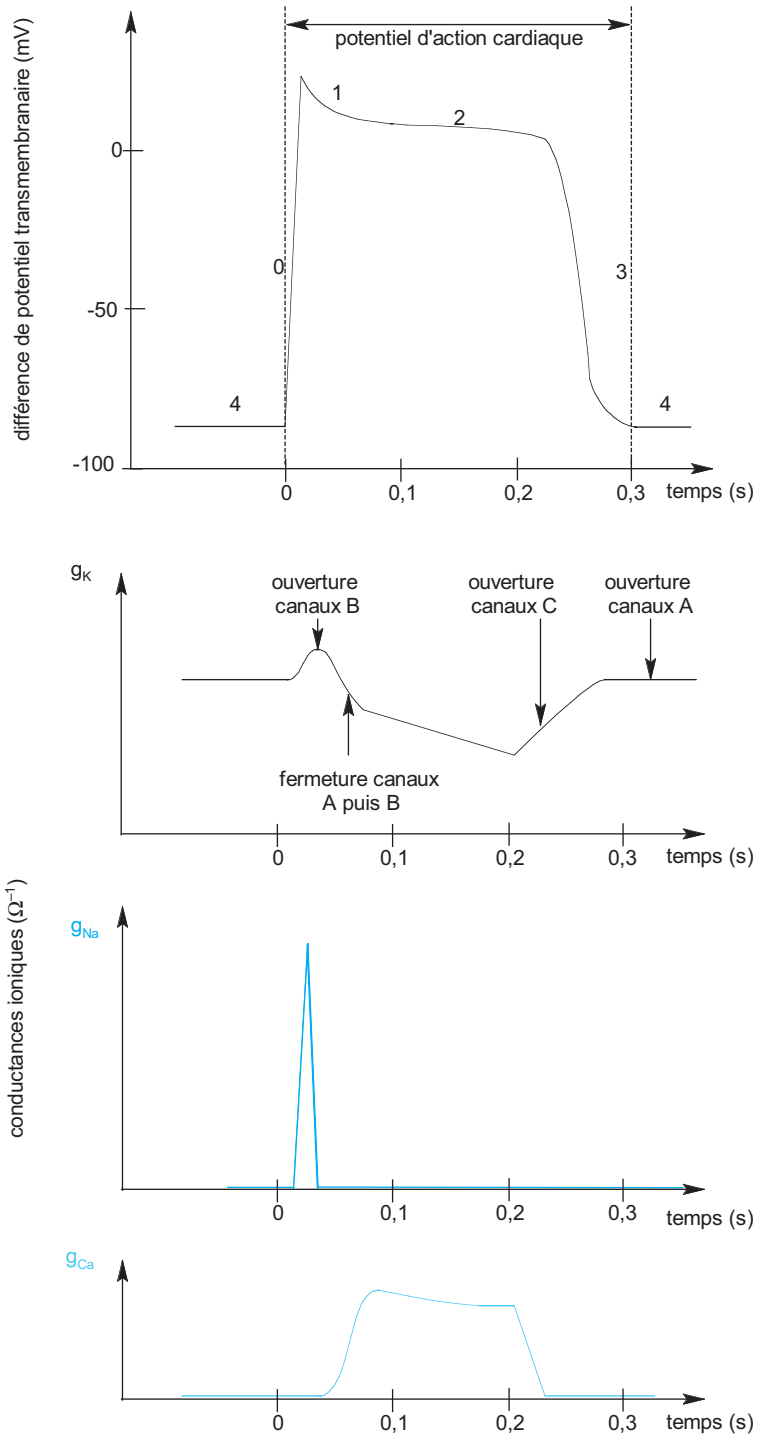


Figure 17.7 Variations du potentiel transmembranaire d'une cellule du myocarde ventriculaire et des conductances membranaires associées.

La **phase 0** est une **dépolarisation rapide** ; lors de la dépolarisation maximale, le potentiel de membrane n'atteint que des valeurs faiblement positives. Elle est suivie par une légère **repolarisation précoce,** transitoire (**phase 1**), dont l'amplitude varie beaucoup d'un type de cellule myocardique à un autre. C'est la **phase 2,** ou **plateau,** qui est la plus caractéristique du potentiel d'action cardiaque : le potentiel de membrane reste voisin de 0 mV pendant plus d'un dixième de seconde. Cette phase est suivie par une étape de **repolarisation finale** (**phase 3**) qui restaure le **potentiel de repos** (**phase 4**).

Les variations des conductances ioniques sont représentées de façon relative ; la référence est la valeur correspondant au potentiel de repos. Les flux ioniques associés sont représentés sur la figure 17.8. Voir les caractéristiques des différents canaux potassiques (A, B et C) dans le texte.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ Potentiel d'action cardiaque

En réponse à une excitation portée par un stimulateur électrique, on enregistre une dépolarisation prolongée de la membrane. Cette dépolarisation d'amplitude voisine de 100 mV, se produit de façon identique pour toute stimulation supraliminaire et se conduit le long de la fibre myocardique sans modification : c'est donc un **potentiel d'action** qui met en évidence l'excitabilité de ces cellules.

Voir « potentiel d'action nerveux », chapitre 12, § 12.2.1 et « potentiel d'action musculaire », chapitre 14, § 14.1.1c

Le potentiel d'action cardiaque se distingue du potentiel d'action des autres cellules excitables (neurones ou myocytes squelettiques) par sa durée : trois dixièmes de seconde contre quelques millièmes de secondes pour les exemples vus précédemment. Une étude plus détaillée conduit à distinguer quatre phases (figure 17.7). Comme dans le cas des neurones ou des myocytes squelettiques, le potentiel d'action des cellules myocardiques résulte de variations de la conductance membranaire aux ions Na^+, K^+, Ca^{2+} qui peuvent être déterminées par la technique d'enregistrement en potentiel imposé ou voltage imposé.

Voir « technique du voltage imposé », chapitre 12, encart 12.2

➤ Mécanismes ioniques des variations du potentiel transmembranaire

Potentiel de repos (phase 4)

Le tableau 17.3 donne les potentiels d'équilibre des ions Na^+, K^+, Ca^{2+} , calculés à partir des concentrations intra- et extracellulaires de ces ions, en application de la loi de Nernst.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.3b

Le potentiel de repos des cellules myocardiques est très proche du potentiel d'équilibre des ions K^+ et très éloigné de celui des ions Na^+ et Ca^{2+}. Cela signifie que la membrane des cellules myocardiques au repos est très perméable aux ions K^+ et pratiquement imperméable aux deux autres ions. Le flux net de K^+ se fait alors de l'intérieur de la cellule vers l'extérieur.

Tableau 17.3 Concentrations ioniques dans le liquide interstitiel et dans le cytoplasme des cellules cardiaques.

Ion	Concentration extracellulaire (mM)	Concentration intracellulaire (mM)	Potentiel d'équilibre (mV)
Na^+	145	10	+70
K^+	4	135	–94
Ca^{2+}	2	10^{-4}	+132

Contrairement à ce qui se passe pour de nombreuses autres cellules, le potentiel de repos n'est pas dû ici à des canaux de fuite (toujours ouverts) mais à des canaux à porte dont la conformation est modulable en fonction du potentiel transmembranaire (notés canaux A sur la figure 17.7). Lors des variations du potentiel de membrane, plusieurs types de canaux potassiques ont pu être caractérisés ; les notations utilisées dans ce chapitre sont seulement destinées à montrer la diversité de ces canaux sans faire référence à une des nomenclatures usuelles des canaux potassiques.

Dépolarisation (phase 0)

Elle est associée à une forte augmentation de la conductance membranaire sodique, révélée par un courant entrant d'ions Na^+. Ce processus résulte de l'ouverture de canaux sodiques rapides, réglés par la tension. La dépolarisation est quasi instantanée à la suite d'une rétroaction positive : les ions Na^+ entrés dans la cellule, en dépolarisant la membrane, augmentent la probabilité d'ouverture des canaux sodiques non encore activés. La dépolarisation n'atteint pas cependant le potentiel d'équilibre des ions Na^+, parce que la conductance potassique reste élevée et parce que les canaux sodiques rapides à s'ouvrir sont inactivés peu après.

Repolarisation précoce (phase 1)

Elle est due à l'activation transitoire de canaux potassiques réglés par la tension, notés canaux B sur la figure 17.7. Le flux sortant d'ions K^+ qui s'ensuit contribue à repolariser légèrement la membrane.

Plateau (phase 2)

Lors de cette phase, on note une augmentation soutenue de la conductance calcique, qui se traduit par un flux entrant d'ions Ca^{2+}. La cause en est l'ouverture de canaux calciques de type L, propres aux cellules myocardiques, lents à s'ouvrir à la suite d'une dépolarisation, mais aussi lents à s'inactiver après leur ouverture. En même temps la conductance potassique diminue, à cause de la fermeture des canaux A ouverts lors du potentiel de repos, puis de celle plus tardive des canaux B. Cette baisse de la conductance potassique limite l'efflux d'ions K^+. Le courant sortant d'ions K^+ s'oppose au courant entrant calcique, ce qui est à l'origine du plateau de dépolarisation.

Repolarisation finale (phase 3)

Cette étape survient à la suite de phénomènes enclenchés à la phase 2. Les canaux calciques lents finissent par se fermer alors que d'autres canaux potassiques activés par la dépolarisation, mais très tardifs (notés canaux C sur la figure 17.7) s'ouvrent. Le courant sortant d'ions K^+ dépasse en valeur absolue le courant entrant d'ions Ca^{2+} : le potentiel transmembranaire se rapproche de la valeur du potentiel d'équilibre des ions K^+.

Restauration des concentrations ioniques et retour au potentiel de repos (phase 4)

Elle se fait par des transporteurs actifs du sarcolemme :

- deux transports actifs primaires, une ATPase Na^+/K^+ dépendante et une ATPase Ca^{2+}/ dépendante ;
- un transport actif secondaire : un antiport Na^+/Ca^{2+} qui utilise le gradient électrochimique créé par l'ATPase Na^+/K^+ dépendante.

Lorsque le potentiel de membrane est redevenu très électronégatif, les canaux potassiques A s'ouvrent à nouveau. La figure 17.8 (et la figure 17.12 pour les flux calciques) récapitulent les principaux flux ioniques transmembranaires associés aux phases successives du potentiel d'action cardiaque.

➤ Période réfractaire des cellules myocardiques

Une des caractéristiques essentielles du potentiel d'action cardiaque est sa durée qui s'explique par la présence de canaux calciques lents retardant la repolarisation de la membrane. Les canaux sodiques qui initient le potentiel d'action cardiaque ne commencent à sortir de leur état inactivé qu'à la fin de la phase 3 (figure 17.8) ; cette inactivation engendre une **période réfractaire** pendant laquelle aucun nouveau potentiel d'action ne peut être généré. Ainsi pour une cellule myocardique, la durée de la phase réfractaire faisant suite à un potentiel d'action est du même ordre de grandeur que la durée de la contraction, soit quelques dixièmes de seconde. Il en va différemment pour un myocyte squelettique dont le potentiel d'action est beaucoup plus court que la contraction. Deux contractions d'un cardiomyocyte sont donc obligatoirement séparées par une phase de relâchement. À l'échelle de l'organe, cette propriété est essentielle : elle permet aux cavités cardiaques de se remplir entre deux contractions. Le cœur est **intétanisable**.

b) À l'échelle de l'organe : l'électrocardiogramme (ECG), enregistré à la surface du corps

L'ECG s'obtient par des électrodes placées à la surface du corps, qui enregistrent la différence de potentiel entre des parties droite et gauche du corps. C'est avant tout un outil clinique permettant d'évaluer le fonctionnement cardiaque (encart 17.1). Nous nous bornerons à l'interpréter comme le résultat de déplacements de charges à la surface du corps, consécutifs aux variations des potentiels membranaires des cellules cardiaques. L'ECG est l'enregistrement global de l'activité électrique des cellules cardiaques. La figure 17.10 montre les déflections les plus caractéristiques d'un ECG normal.

La première déflection, l'**onde P**, précède de peu la systole auriculaire : elle correspond à un courant de dépolarisation des oreillettes. La seconde déflection, le **complexe QRS**, survient juste avant le premier bruit du cœur qui marque le début de la systole ventriculaire : il résulte du courant de dépolarisation des ventricules ; sa complexité est liée à la transmission de l'onde

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

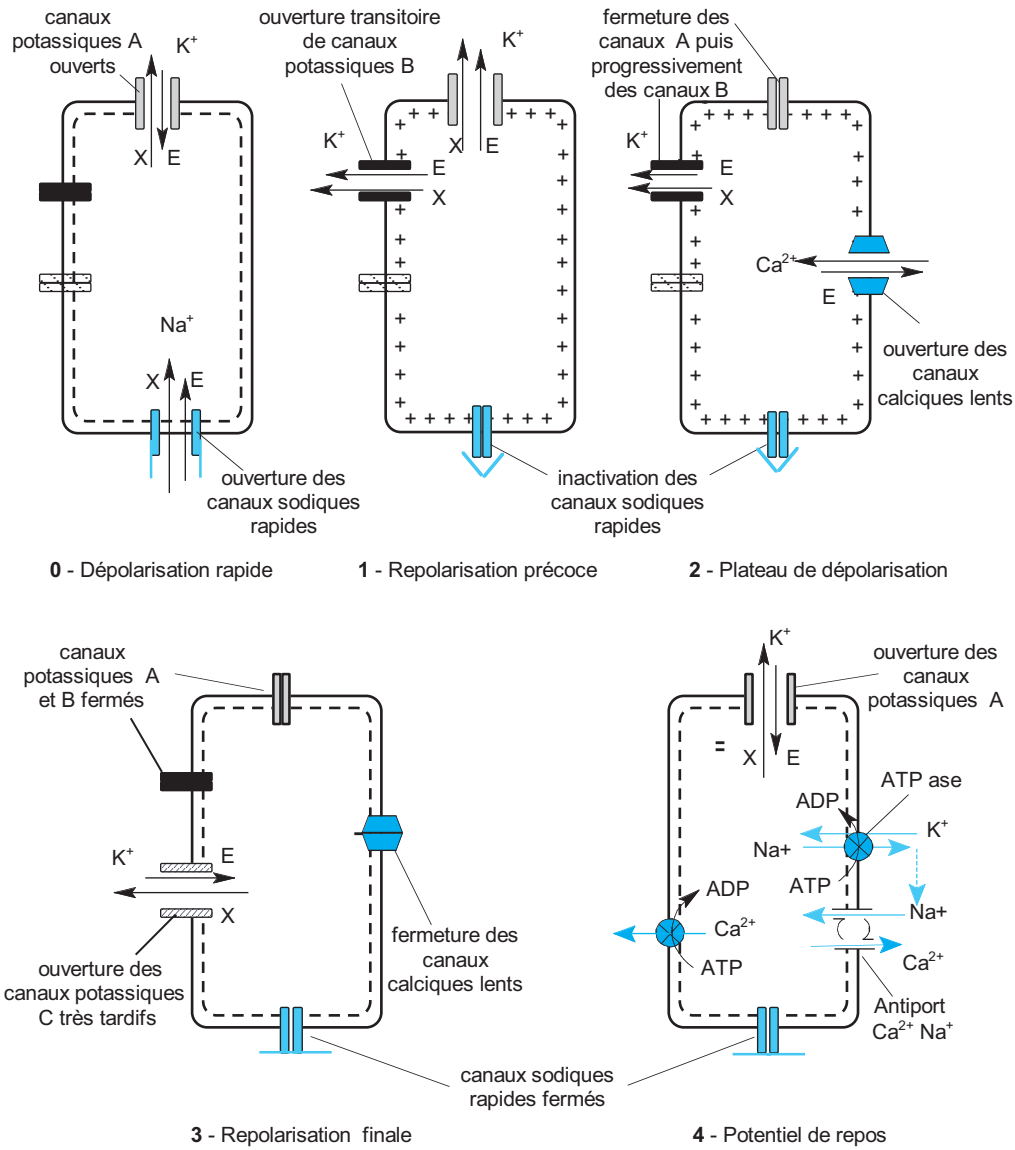


Figure 17.8 Les principaux flux ioniques lors du potentiel d'action cardiaque.
Les flux diffusifs sont représentés par des flèches noires (E : composante électrique, X : composante chimique). Les transports actifs sont représentés par des flèches bleues. Pour simplifier la lecture, tous les mécanismes membranaires n'ont pas été représentés. À chaque étape les mécanismes nouveaux ont été privilégiés. De plus, les transports actifs ne sont figurés que lors de la phase de repos, alors qu'ils fonctionnent aussi pendant les autres phases.

de dépolarisation à travers l'épais myocarde ventriculaire. La dernière déflection, l'**onde T**, survient à la fin de la systole ventriculaire, juste avant le second bruit du cœur ; elle résulte de la repolarisation ventriculaire. La repolarisation auriculaire n'entraîne pas de déflection sur l'ECG, car elle est masquée par la dépolarisation ventriculaire.

ENCART 17.1

L'électrocardiogramme

L'électrocardiogramme permet au clinicien de suivre la propagation de l'onde de dépolarisation des cellules cardiaques, à partir de l'enregistrement de la différence de potentiel entre différents points de la surface du corps. Les pathologies du myocarde qui engendrent des anomalies de la propagation de l'onde de dépolarisation peuvent ainsi être identifiées : il peut s'agir de troubles de la rythmicité ou de la conduction du potentiel d'action cardiaque, de lésions du myocarde, de disproportions dans les volumes relatifs des cavités cardiaques ou de modifications des concentrations ioniques dans les compartiments liquidiens de l'organisme. Les pathologies qui altèrent le fonctionnement mécanique du cœur sans en troubler l'activité électrique ne sont pas détectées par l'électrocardiogramme ; elles le sont par l'auscultation ou l'échographie cardiaque.

La réalisation des premiers enregistrements de l'ECG et leur interprétation sont dues à un médecin hollandais, W. Einthoven (Prix Nobel de médecine en 1924). À chaque instant, le dipôle résultant de l'activité électrique des cellules cardiaques peut être représenté par un vecteur (en gris sur la figure 17.9) situé à l'intérieur d'un triangle équilatéral dont les sommets sont situés sur les épaules (VR et VL sur la figure 17.9) et le pubis de l'individu (VF). La direction du vecteur résultant dépend de la position des régions cardiaques polarisées ou non à un instant donné ; son module est fonction de la masse de myocarde impliqué. L'électrocardiographie permet d'enregistrer la composante scalaire du vecteur résultant (en bleu clair sur la figure 17.9), suivant une droite passant par deux électrodes, qui définissent une **dérivation**.

Il existe de nombreuses dérivations électrocardiographiques, présentant chacune un intérêt clinique. L'électrocardiogramme est souvent enregistré suivant les **dérivations bipolaires des membres**. Les électrodes sont alors placées sur les avant-bras (extensions des épaules) et la cheville gauche (extension du pubis). Chaque électrode est reliée au dispositif d'enregistrement par deux câbles, ce qui permet d'enregistrer, successivement, suivant les trois directions qui correspondent aux trois côtés du triangle. Pour chaque dérivation, l'électrode de référence est définie conventionnellement (en bleu sur la figure). Conventionnellement aussi, la déflection du tracé se fait vers le haut quant l'électrode d'enregistrement est plus électronégative que l'électrode de référence. Ainsi, toute modification de la direction de l'axe électrique du cœur pourra être détectée par un changement dans l'orientation et l'amplitude des déflections suivant l'une ou l'autre des dérivations comme la figure l'illustre pour un cas très simple. Un certain nombre de mesures de temps sont également pratiquées : intervalle PQ (valeur normale < 0,2 s), dont l'allongement est associé à des troubles de la conduction auriculo-ventriculaire ; largeur de QRS (valeur normale < 0,1 s), dont l'augmentation peut signifier un trouble de la conduction ventriculaire ; intervalle QT (autour de 0,4 s), fonction inverse de la fréquence cardiaque.

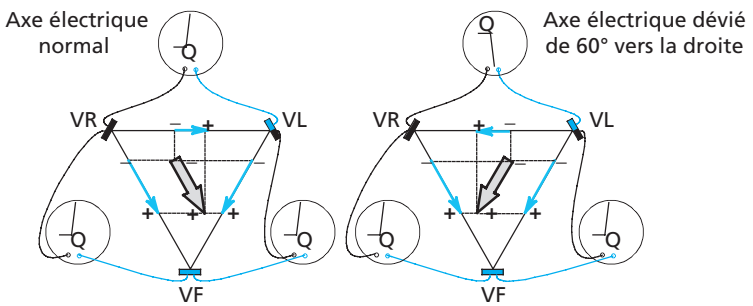


Figure 17.9 Conséquence d'un changement de l'axe électrique du cœur sur le tracé QR suivant les trois dérivations bipolaires des membres.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

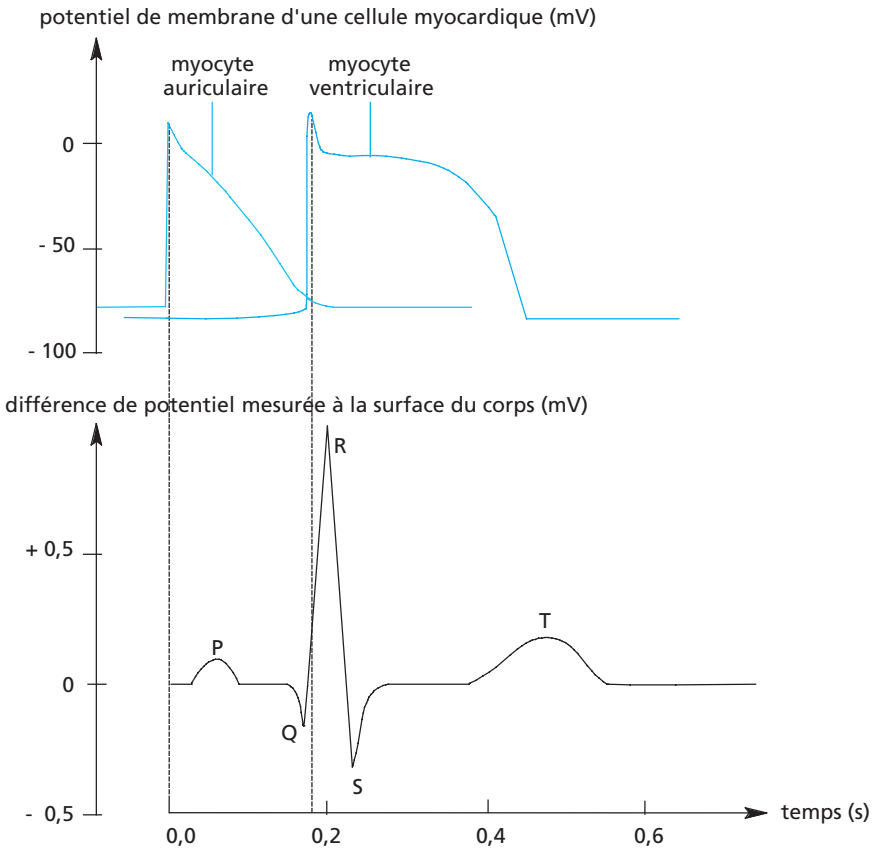


Figure 17.10 Tracé schématique d'un ECG normal.

Le tracé de l'électrocardiogramme (ECG), est en noir. Il est associé à deux enregistrements de la différence de potentiel transmembranaire de cellules myocardiques auriculaire (en bleu clair) et ventriculaire (en bleu foncé). La figure 17.4 permet de replacer de façon plus détaillée les événements du cycle cardiaque par rapport aux déflections de l'ECG.

17.1.3 Couplage entre activité électrique et mécanique

L'étude qui précède vient de dégager des similitudes de fonctionnement entre les myocytes cardiaques et squelettiques : même mécanisme de contraction précédé par la genèse de potentiels d'action. Dans le cas des cardiomyocytes, il s'agit d'un potentiel d'action unique particulièrement long associé à l'entrée de calcium dans la cellule. Or, dans le myocyte squelettique, la contraction est aussi précédée par une augmentation de la concentration en calcium cytosolique ; le calcium, d'origine intracellulaire dans ce cas, permet le couplage entre excitation et contraction. Nous allons maintenant chercher à comprendre le rôle joué par le calcium dans la contraction des myocytes cardiaques.

Voir « déséquestration massive du calcium », chapitre 14, § 14.1.1d

a) Calcium : second messager

➤ Ca^{2+} contrôle la contraction

Mise en évidence

La figure 17.11 présente les résultats d'une expérience réalisée sur une fibre du myocarde ventriculaire soumise à des concentrations croissantes d'un inhibiteur des canaux calciques de type L.

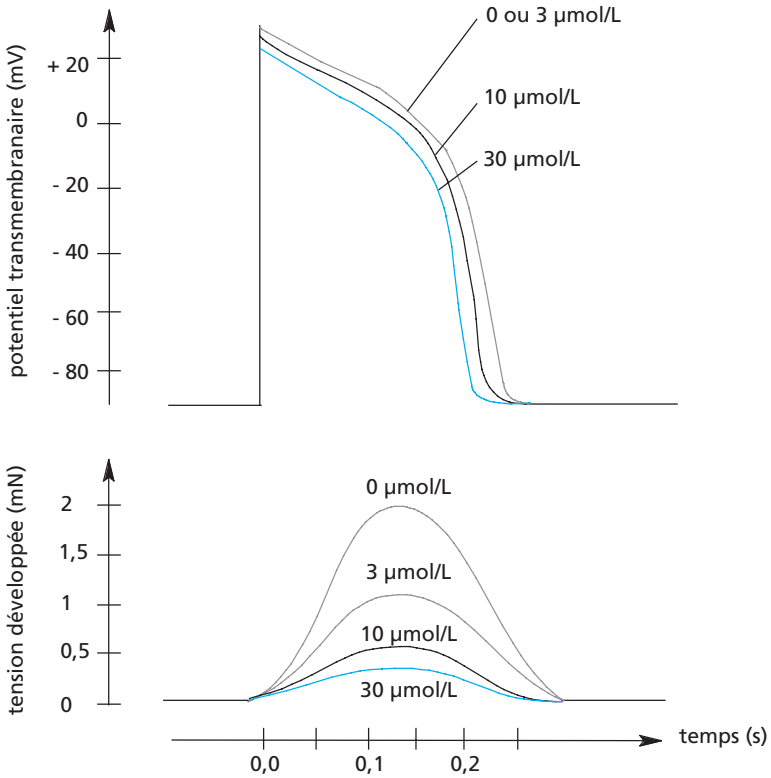


Figure 17.11 Effets de l'inhibition des canaux calciques sur la contraction d'un cardiomyocyte.

Un inhibiteur des canaux calciques lents (le diltiazem) est ajouté au milieu d'incubation, à des concentrations comprises entre 0 et 30 µmol/L. Pour chaque concentration, on enregistre la différence de potentiel transmembranaire et la force musculaire développée.

Plus la concentration de l'inhibiteur est élevée, plus la durée du plateau de dépolarisation est faible et plus la force de contraction développée est réduite. La contraction du cardiomyocyte est donc liée à l'entrée du calcium extracellulaire par les canaux calciques lents lors du plateau de dépolarisation.

Voir « effet déclencheur de Ca^{2+} et liaison actine-myosine », chapitre 13, § 13.3.1

Mécanisme

Comme dans le myocyte squelettique, le Ca^{2+} cytoplasmique se lie à la troponine C des myofilaments fins ; le complexe ainsi formé, déclenche le déplacement de la tropomyosine qui démasque les sites de fixation de la myosine sur l'actine.

➤ Ca^{2+} contrôle le catabolisme énergétique

Voir «consommation de O_2 par le muscle squelettique », chapitre 15, § 15.1.2

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 7, § 7.4

Le calcium cytoplasmique contrôle aussi le catabolisme énergétique des cellules cardiaques. Contrairement aux myocytes squelettiques, qui peuvent suivant leur type, pratiquer un catabolisme aérobie ou anaérobie, les cellules cardiaques qui se contractent sur de très longues durées, ne sont fonctionnelles qu'en présence de dioxygène. Les électronographies de tissu cardiaque révèlent la présence de nombreuses mitochondries (30 à 40 % du volume cellulaire) où se déroule la respiration cellulaire. Lorsque l'organisme est au repos, les substrats utilisés par les cellules cardiaques sont les acides gras, et dans une moindre mesure le glucose et le lactate issu de la glycolyse anaérobie des myocytes squelettiques. Lors d'un exercice physique, la part représentée par le lactate augmente. Substrats et dioxygène sont prélevés non pas dans

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

le sang qui remplit les cavités cardiaques mais dans le liquide interstitiel qui entoure les cellules. Ce liquide est renouvelé par échanges avec le sang apporté par les **artères coronaires** qui se ramifient abondamment dans le myocarde ; il existe au moins un capillaire par cellule cardiaque. C'est parce que les myocytes cardiaques ne peuvent fonctionner qu'en aérobiose, que les conséquences d'un arrêt de la circulation sanguine dans une partie du cœur (ischémie cardiaque) sont extrêmement graves (encart 17.2).

Quand le travail cardiaque est augmenté, la chaîne respiratoire des cardiomyocytes est activée par un processus initié par la fixation du calcium cytoplasmique sur la calmoduline. Ainsi, le calcium est un second messager dans les cardiomyocytes : il permet le couplage entre le potentiel d'action membranaire (excitation) et l'interaction ATPasique des protéines du cytosquelette (contraction) ; il contribue aussi à adapter la production d'ATP aux besoins cellulaires.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 4, § 4.4.2

➤ Effets du calcium propres aux cellules myocardiques

Non-saturation de la troponine dans les conditions standards

Lors d'une contraction cardiaque normale, seule une faible partie des filaments contractiles du cytosquelette est activée. Contrairement à ce qui se passe dans les myocytes squelettiques, tous les sites de fixation du calcium sur la troponine C ne sont pas occupés. Ainsi, une augmentation de la contractilité du myocyte cardiaque peut résulter d'une libération accrue de calcium dans le cytosol, à la suite de l'action de messagers intercellulaires comme la noradrénaline (§ 17.3.2c) et l'adrénaline (§ 17.3.3), ou d'agents pharmacologiques (comme la digitaline).

Phosphorylation de la myosine

Comme dans la cellule musculaire lisse, le calcium joue un rôle dans l'activation de la myosine, en activant, par le biais de la calmoduline, une kinase (MLCK : *myosin light chain kinase*) qui phosphoryle les chaînes légères de myosine. La phosphorylation de la myosine augmente la vitesse du cycle d'interaction avec l'actine ; elle augmente donc la contractilité des cellules myocardiques.

b) Double origine du calcium actif dans les cellules myocardiques

➤ Calcium extracellulaire

Contrairement aux myocytes squelettiques, les myocytes cardiaques ne peuvent pas se contracter dans un milieu dépourvu de calcium. À la suite du potentiel d'action cardiaque, la concentration cytosolique en calcium libre passe de 10^{-7} M (au repos) à 10^{-5} M. Le nombre d'ions Ca^{2+} rentrant dans les cellules à la faveur de l'ouverture des canaux calciques de type L n'est pas suffisant pour expliquer une telle variation de concentration. Les ions Ca^{2+} d'origine extracellulaire jouent le rôle de déclencheur de la libération d'ions Ca^{2+} séquestrés dans des compartiments cellulaires autres que le cytosol.

➤ Calcium intracellulaire

Les cardiomyocytes montrent un réticulum endoplasmique lisse développé, quoique de façon moins importante que dans le myocyte squelettique (moins de 2 % du volume cellulaire). Le calcium intracellulaire est stocké dans les citernes du réticulum. Certaines de ces expansions sont associées à des invaginations de la membrane plasmique en forme de tubules situées au niveau des stries Z des sarcomères ; l'ensemble d'un tubule et d'un réservoir du réticulum forme une dyade.

Les tubules membranaires permettent la propagation du potentiel d'action cardiaque au voisinage des sarcomères les plus profonds. L'ouverture des canaux calciques lents de la membrane plasmique entraîne une augmentation de la concentration calcique cytosolique, localisée au voisinage des réservoirs du réticulum. La membrane du réticulum porte des canaux calciques dont l'ouverture est activée par le calcium lui-même : c'est ainsi que le calcium d'origine extracellulaire active la libération dans le cytosol du calcium intracellulaire. La figure 17.12 récapitule les principaux mécanismes du couplage excitation-contraction et ceux rétablissant les concentrations ioniques de repos.

Voir « couplage excitation-concentration dans la fibre myocardique », chapitre 14, § 14.2

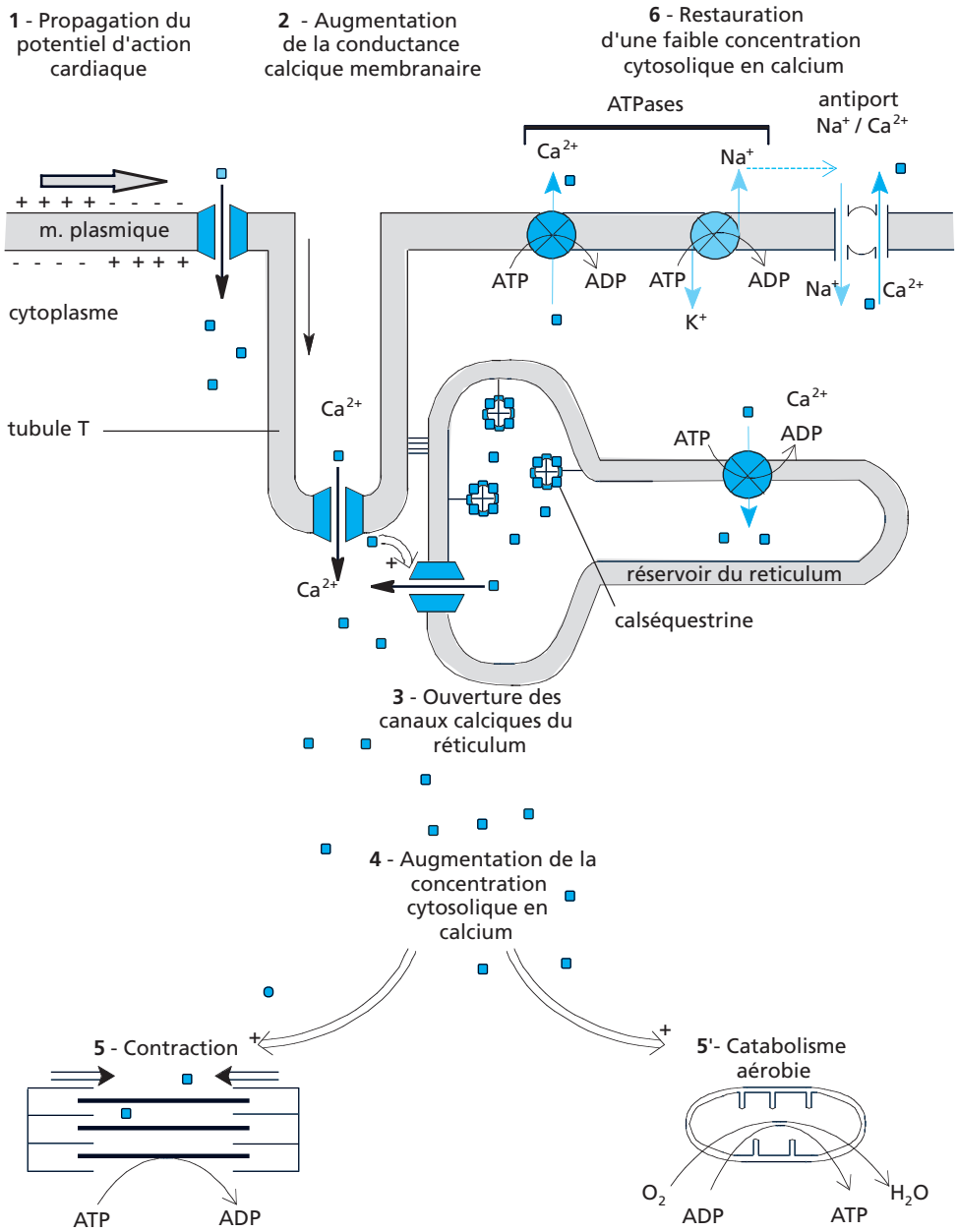


Figure 17.12 Le couplage excitation-contraction dans une cellule myocardique.
Les phénomènes consécutifs à l'excitation sont représentés dans la partie gauche de la membrane plasmique, les mécanismes membranaires du retour au repos dans la partie droite. Alors que la membrane plasmique et celle du réticulum sont représentées par un double trait, les membranes mitochondriales ne le sont que par un simple trait.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

ENCART 17.2

Les coronaropathies

Le bon fonctionnement du muscle cardiaque dépend de l'apport sanguin par les artères coronaires, qui se détachent de la base de l'aorte. Le myocarde est le tissu dont la densité de capillaires est la plus élevée (5 000 par mm^3). Toute diminution du débit coronarien dans une région du cœur entraîne son dysfonctionnement voire, dans les cas les plus graves, la nécrose. Celle-ci est généralement due à un dépôt de cholestérol dans la lumière du vaisseau, associé à un épaississement de la paroi et à la présence de myocytes lisses anormaux. Il se constitue une plaque d'athérome qui offre une résistance à l'écoulement sanguin : ce processus constitue l'**athérosclérose**. L'artère affectée voit sa lumière diminuée voire obstruée (crise cardiaque). Cette affection vasculaire est désignée par le terme de coronaropathie. Les malades atteints de coronaropathies peuvent ressentir des douleurs thoraciques récurrentes, lors d'un effort ou d'une période de tension émotionnelle. Il s'agit de l'**angine de poitrine**, ou *angor*, douleur associée au dysfonctionnement des régions privées de circulation sanguine. Lorsque la région atteinte est lésée (ou infarcie), c'est l'infarctus du myocarde dont le diagnostic peut être fait à l'aide de l'ECG ou par dosage de certaines enzymes spécifiques du myocarde que l'on retrouve dans le plasma lorsque les cellules sont détruites. Dans les cas les plus graves, l'infarctus conduit à la mort par **fibrillation ventriculaire** : les myocytes ventriculaires se contractent alors de façon désordonnée.

L'athérosclérose peut être prévenue en agissant sur les facteurs de risques de cette maladie (tabagisme, hypercholestérolémie, hypertension, diabète, sédentarité). Il existe des traitements chirurgicaux des coronaropathies. **L'angioplastie coronarienne** consiste à élargir la lumière du vaisseau lésé en y introduisant une sonde munie à son extrémité d'un ballonnet qui est gonflé une fois mis en place ; il peut alors déloger la plaque d'athérome. Cette intervention peut être prolongée par la pose d'un petit ressort (*stent*) qui maintient l'artère béante. Enfin, le **pontage coronarien** consiste à retirer le vaisseau obstrué et à le remplacer par la greffe d'un autre vaisseau prélevé dans l'organisme du patient.

17.2 ORIGINE DE LA RYTHMICITÉ CARDIAQUE

L'étude qui précède a permis de comprendre comment se contracte une cellule myocardique stimulée. L'intégration à l'échelle de l'organe de l'activité mécanique rythmique de chaque cellule engendre un gradient de pression entre les cavités cardiaques, ce qui permet la mise en mouvement du sang. Il reste à comprendre ce qui déclenche la contraction dans l'organisme, ce qui revient à répondre à deux questions. Quelle stimulation est à l'origine des potentiels d'action cardiaques ? Comment sont synchronisés les cycles systole/diastole des oreillettes et des ventricules ?

17.2.1 Automatisme cardiaque

a) Mise en évidence

Le cœur des mammifères, sorti de l'organisme (donc privé de toute information nerveuse ou hormonale) et correctement perfusé (ce qui assure l'approvisionnement en dioxygène et en nutriments de ses cellules) continue à battre. Le cœur contient donc en lui-même les structures à l'origine de son fonctionnement : le cœur est doué **d'automatisme**, c'est-à-dire qu'il engendre et organise lui-même son activité. Cette propriété est acquise au 25e jour de vie embryonnaire dans l'espèce humaine. Cependant, le cœur isolé bat plus vite que le cœur innervé. Ceci montre que l'innervation cardiaque n'est pas dépourvue d'influence sur le cœur. Contrairement à l'innervation du muscle squelettique, elle n'est pas motrice mais seulement modulatrice (§ 17.3.2).

b) Origine : le tissu nodal

L'étude histologique du cœur montre qu'environ 1 % des cellules cardiaques présente des caractéristiques particulières : plus petites que les cardiomyocytes, pauvres en myofibrilles et riches en glycogène, ces cellules cardionectrices, constituent le tissu nodal dont la localisation est schématisée sur la figure 17.14. La destruction des cellules cardionectrices entraîne des troubles de la rythmicité cardiaque, voire même, si elle est étendue, la disparition du fonctionnement automatique. Le tissu nodal constitue un réseau à l'origine de l'automatisme cardiaque.

Dans les conditions physiologiques, c'est le nœud sino-auriculaire (NSA), situé dans l'oreillette droite, autour du débouché de la veine cave antérieure, qui génère l'excitation cardiaque. Le NSA constitue l'entraîneur physiologique du cœur (*pacemaker* physiologique). Si ce nœud est détruit sur un cœur isolé et perfusé, l'automatisme persiste, mais la fréquence cardiaque diminue et l'activité est désorganisée : d'autres cellules nodales peuvent prendre le relais du NSA, mais cela n'est pas sans conséquence sur la coordination de la contraction des différentes parties du cœur.

c) Particularités électrophysiologiques des cellules nodales : le potentiel entraîneur

L'étude électrophysiologique de cellules cardionectrices isolées permet de comprendre l'origine de l'excitation entraînant la contraction cardiaque.

➤ Variations du potentiel transmembranaire d'une cellule du nœud sino-auriculaire

La figure 17.13 présente un enregistrement de la différence de potentiel transmembranaire obtenu sur une cellule du NSA.

Le même enregistrement pouvant être obtenu en tout point de la cellule, il s'agit bien d'un potentiel d'action (conduit sans atténuation) ; sa durée est du même ordre de grandeur que celle du potentiel d'action des cardiomyocytes (quelques dixièmes de seconde). Cependant, la comparaison avec l'enregistrement obtenu sur des cardiomyocytes ventriculaires (figure 17.7) fait apparaître les différences suivantes :

- il n'existe pas de véritable potentiel de repos ; la phase 4 de l'enregistrement fait apparaître une lente dépolarisation membranaire **spontanée**, appelée potentiel entraîneur (ou potentiel *pacemaker*) ; c'est un potentiel électrotonique ;
- le potentiel d'action est généré en l'absence de toute stimulation extérieure ;
- la dépolarisation (phase 0) est plus progressive pour le NSA que pour les cardiomyocytes ventriculaires ;
- la repolarisation se fait de façon continue (phase 3) sans plateau.

Les autres cellules cardionectrices donnent des enregistrements comparables, mais avec des chronologies différentes (potentiel entraîneur plus long, notamment). La caractéristique principale des cellules nodales réside donc dans l'instabilité de leur potentiel de membrane : la lente dépolarisation spontanée du potentiel entraîneur permet d'atteindre le seuil de dépolarisation au-dessus duquel est généré un potentiel d'action.

Le NSA qui présente le plus court potentiel entraîneur, donc la plus grande fréquence de dépolarisations spontanées, impose son rythme aux autres cellules cardiaques ; c'est ainsi qu'il constitue l'entraîneur physiologique. En l'absence de toute influence nerveuse ou hormonale, le NSA se dépolarise à la fréquence de 100 fois par minute environ, chez l'humain, ce qui prouve que dans l'organisme le cœur est constamment ralenti.

➤ Mécanismes ioniques

L'origine du potentiel entraîneur est à rechercher dans les propriétés de perméabilité ionique de la membrane des cellules cardionectrices. La figure 17.13 juxtapose les variations de potentiel transmembranaire d'une cellule du NSA et les principaux courants ioniques détectés à travers la membrane plasmique.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

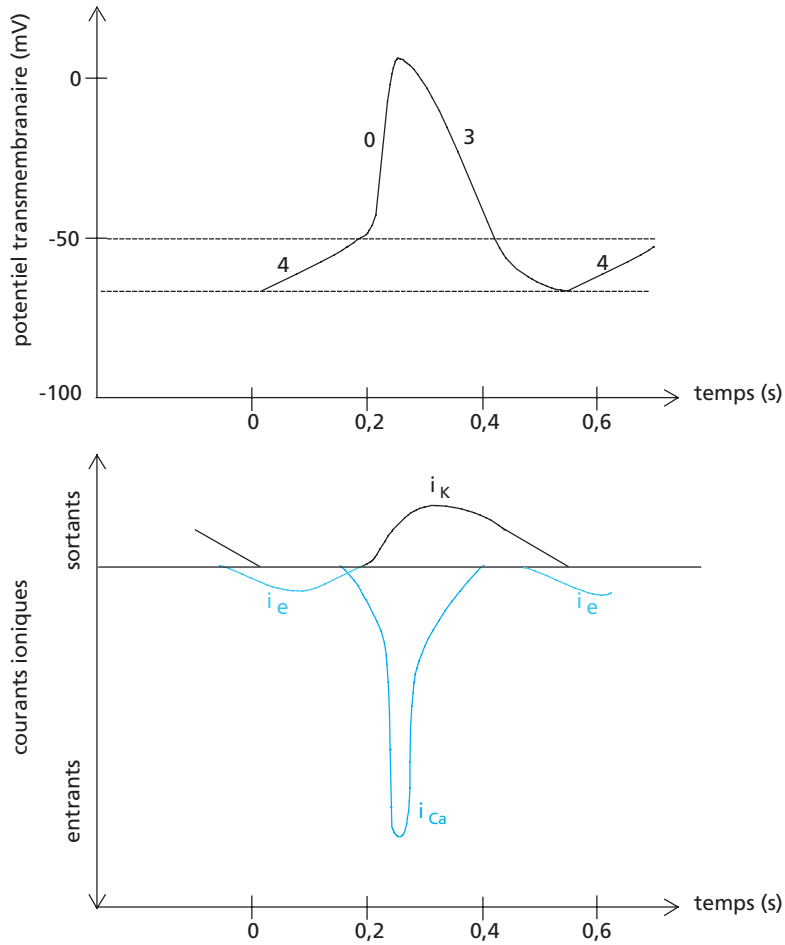


Figure 17.13 Particularités électrophysiologiques des cellules cardionectrices.
Le courant entrant i_e responsable du potentiel entraîneur correspond à l'ouverture des canaux sodiques peu sélectifs (canaux HCN dans le texte).

Potentiel entraîneur (phase 4)

Cette phase est initiée dès la fin de la phase de repolarisation du potentiel d'action précédent. Quand le potentiel de membrane devient inférieur à –50 mV, se produit l'ouverture de **canaux sodiques** peu sélectifs ; ces canaux (nommés HCN pour *Hyperpolarization-activated Cyclic Nucleotid-gated channels*) sont différents de ceux qui sont responsables de la phase de dépolarisation rapide (phase 0) des cardiomyocytes. L'entrée des ions Na^+ dépolarise la membrane. Dans le même temps, des canaux potassiques se ferment diminuant le courant sortant potassique, ce qui renforce l'effet du courant sodique entrant.

Dépolarisation rapide (phase 0)

Il faut remarquer qu'aucun courant sodique n'est associé à cette phase dans les cellules nodales. La dépolarisation rapide du potentiel d'action est due à l'ouverture de canaux calciques, lorsqu'un seuil de tension est atteint (–50 mV environ). Ces canaux calciques sont différents des canaux de type L des cardiomyocytes : ils s'ouvrent plus rapidement, et s'inactivent plus rapidement ce qui explique l'absence de plateau de dépolarisation.

Repolarisation (phase 3)

Elle est associée à un courant sortant potassique, dû à l'ouverture de plusieurs types de canaux potassiques. Les concentrations ioniques de repos sont rétablies par l'activité des transports actifs membranaires.

17.2.2 Processus général d'activation du myocarde

Ainsi, les particularités des canaux ioniques membranaires des cellules du NSA sont responsables de la genèse de potentiels d'action en l'absence de toute stimulation extérieure au cœur. Il reste à comprendre comment chaque potentiel d'action est transmis à l'ensemble des cellules myocardiques, avec une chronologie précise qui conduit, par exemple, l'ensemble du myocarde auriculaire à se contracter avant le myocarde ventriculaire.

a) Chronologie de l'activation

La figure 17.14 présente l'ordre chronologique dans lequel les différentes cellules cardiaques génèrent un potentiel d'action, lorsque le NSA est le *pacemaker*.

➤ Activation du myocarde auriculaire

Depuis le NSA, le potentiel d'action est transmis aux cellules myocardiques des deux oreillettes à la vitesse de 1 $m.sec^{-1}$ environ. Il s'ensuit la contraction du myocarde auriculaire (systole auriculaire).

➤ Délai entre l'activation des oreillettes et des ventricules

Quelques centièmes de seconde plus tard, le potentiel d'action est détecté dans le nœud auriculo-ventriculaire (NAV), situé postérieurement dans la cloison interauriculaire (encore appelé nœud septal pour cette raison), à la limite des ventricules. Toute lésion du NAV se traduit par une désynchronisation du fonctionnement des oreillettes et des ventricules.

Les cellules du NAV propagent le potentiel d'action plus lentement que celles du NSA : le potentiel d'action met environ 0,1 seconde pour être transmis au faisceau de His qui se ramifie en deux branches, droite et gauche, dans la cloison interventriculaire. Or, il existe à la base des oreillettes, un anneau de tissu conjonctif fibreux (le squelette du cœur), traversé par du tissu nodal formant le faisceau de His. Le tissu fibreux étant isolant, le faisceau de His constitue la seule voie de transmission du potentiel d'action vers les ventricules. La lenteur de propagation du potentiel d'action à travers le NAV permet de retarder la contraction des ventricules par rapport à celle des oreillettes, ce qui assure un remplissage optimal des ventricules.

➤ Activation ventriculaire

Le potentiel d'action est transmis d'abord aux deux branches du faisceau de His, puis de la pointe des ventricules vers leur base par le réseau de Purkinje. La transmission du potentiel d'action par les cellules du réseau de Purkinje est rapide, ce qui génère une onde de contraction quasi simultanée dans l'ensemble des ventricules. De façon plus précise, la contraction du myocarde ventriculaire commence par la pointe et remonte ensuite vers la base où s'ouvrent les artères, ce qui permet une vidange efficace des ventricules.

b) Importance des jonctions membranaires pour ce processus

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, figure 3.47

L'étude ultrastructurale montre que les cellules nodales sont en relation entre elles et avec les autres cellules cardiaques par de très nombreuses jonctions lacunaires. Les ions calcium dont la concentration cytosolique augmente à la suite du potentiel d'action diffusent rapidement vers les cellules contiguës à travers les connexons ; ils activent alors la dépolarisation de ces cellules et favorisent la genèse d'un nouveau potentiel d'action. Les jonctions lacunaires situées sur les segments longitudinaux des disques intercalaires entre deux cardiomyocytes jouent le même rôle lors de la transmission du potentiel d'action à l'ensemble du myocarde. En résumé, le potentiel d'action cardiaque est transmis d'une cellule à une autre par des **synapses électriques**. Ce mécanisme n'induit pratiquement pas de délai synaptique à la différence des synapses chimiques.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

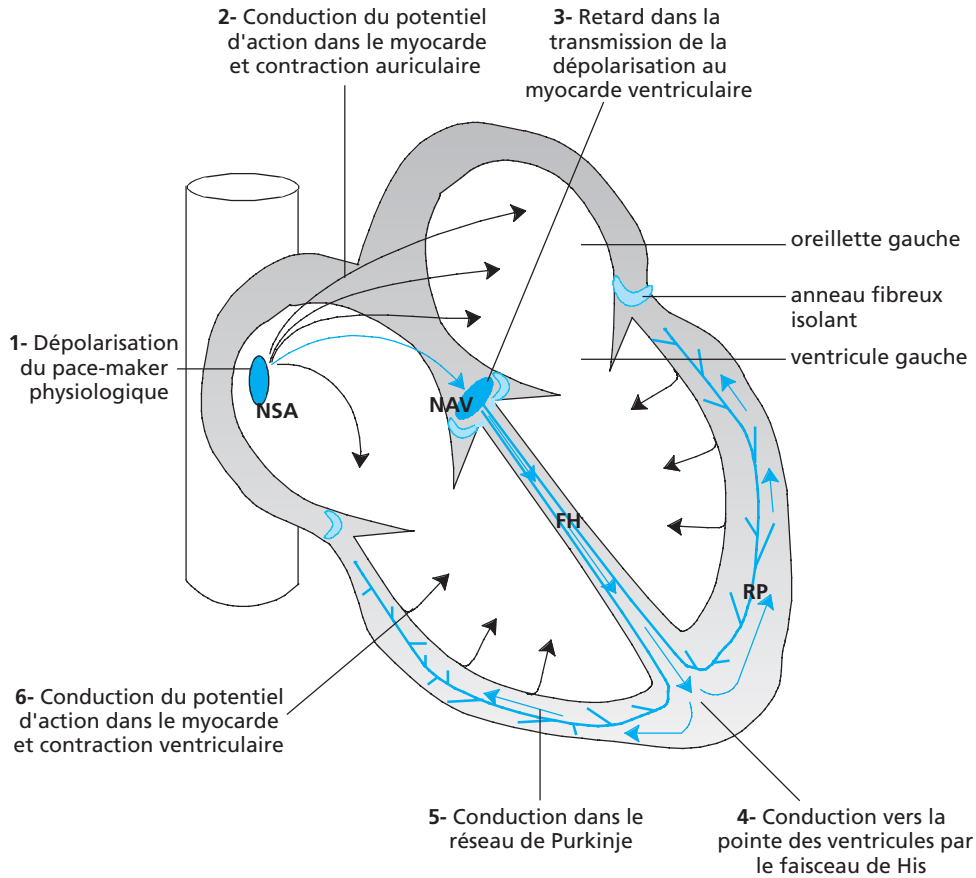


Figure 17.14 Chronologie de l'activation du myocarde à partir de la dépolarisation du nœud sino-auriculaire

Les seuls vaisseaux représentés sont les veines caves, au débouché desquelles se trouve le nœud sino-auriculaire.

La figure 17.15 schématise le rôle des jonctions intercellulaires des cellules myocardiques. Elle illustre le fait que le myocarde est un syncytium fonctionnel : lorsqu'une cellule se contracte, toutes les cellules se contractent. Le contrôle de la contraction cardiaque ne peut porter que sur la force de la contraction et non sur le nombre de cellules mises en jeu, qui est toujours maximal. Cette caractéristique distingue le contrôle de la contraction cardiaque de celui des muscles squelettiques dont les myocytes sont regroupés fonctionnellement en unités motrices recrutées progressivement lors de contractions d'intensité croissante.

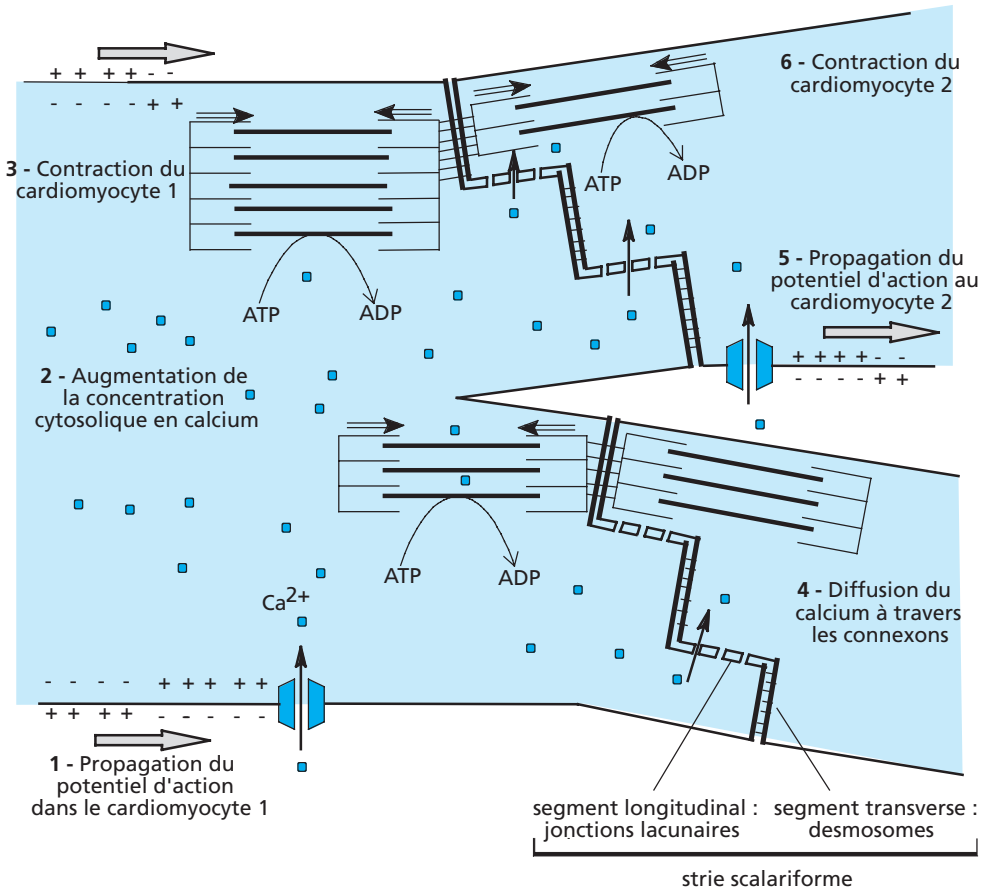


Figure 17.15 Rôle des jonctions membranaires des cellules myocardiques.

17.3 CONTRÔLE DE L'ACTIVITÉ CARDIAQUE

L'existence d'un contrôle de l'activité cardiaque peut aisément être déduite de faits simples. La fréquence cardiaque moyenne au repos (70 bpm) est nettement plus faible que la fréquence des dépolarisations spontanées du *pacemaker* physiologique (100 dépolarisations par minute). Chez un même individu, la fréquence cardiaque peut être doublée, voire triplée, au cours d'un exercice physique. Le paramètre contrôlé est le débit cardiaque, produit de la fréquence par le volume systolique (équation (17.2)). Il peut atteindre la valeur de 30 $L.min^{-1}$, chez des sportifs entraînés. Trois types de mécanismes de contrôle seront successivement envisagés.

17.3.1 Autocontrôle du volume systolique

a) Mise en évidence

Au début du XXe siècle, le physiologiste E.H. Starling mit en évidence certaines propriétés du cœur dénervé. Sur un animal anesthésié, la circulation pulmonaire est gardée intacte alors que l'aorte se déverse dans un récipient qui se vide lui-même dans l'oreillette droite. La hauteur à laquelle est maintenu le récipient permet de faire varier la pression de remplissage du ventricule droit et par là même le volume télédiastolique (figure 17.16). Plus la pression de remplissage (donc le volume télédiastolique) est augmentée, plus le volume systolique est élevé. Ce résultat constitue la **loi de Starling**.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

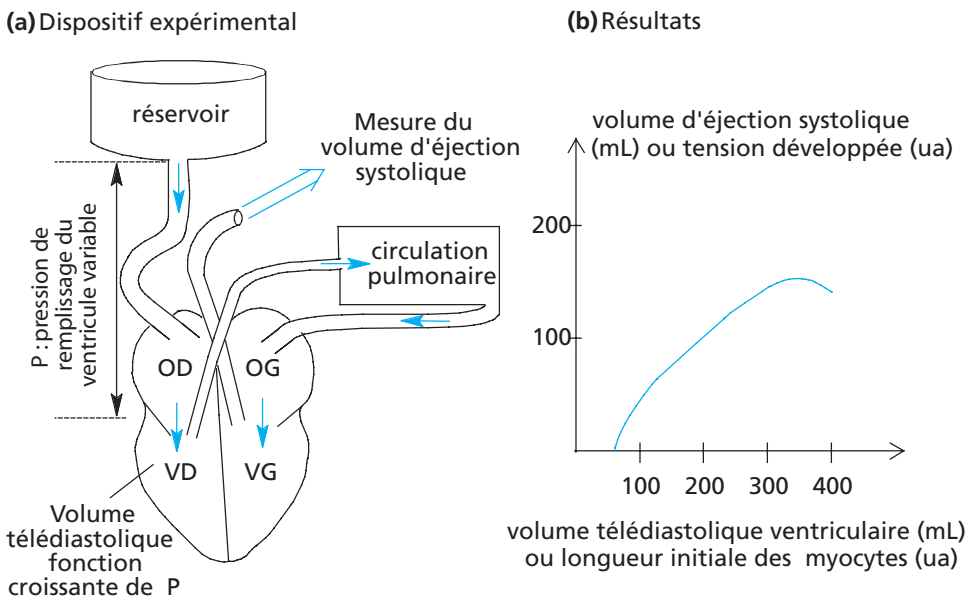


Figure 17.16 La loi de Starling.

b) Mécanisme

Ce mécanisme joue un rôle essentiel pour ajuster les débits des deux ventricules. Toute augmentation du retour veineux à l'oreillette droite (comme cela se passe quand on élève le récipient dans l'expérience de Starling) augmente le volume télédiastolique du ventricule droit, d'abord, puis après passage dans la circulation pulmonaire, celui du ventricule gauche, ce qui accroît le volume systolique éjecté par le ventricule gauche. En résumé, toute augmentation du retour veineux conduit à une augmentation du débit cardiaque. En l'absence d'un tel mécanisme, une augmentation de 0,1 L/min du débit du cœur droit retirerait en 10 minutes 1 L de sang de la circulation systémique et augmenterait d'autant le débit de la circulation pulmonaire, ce qui conduirait à la mort bien avant 10 minutes.

À l'échelle cellulaire, cette propriété se traduit par une relation entre la longueur du sarcomère au repos (qui augmente avec le volume télédiastolique) et la tension développée (qui augmente avec le volume systolique). Le myocyte squelettique présente une propriété analogue : dans certaines limites, la tension développée est une fonction croissante de la longueur initiale du sarcomère. Cependant, pour les cardiomyocytes, un autre mécanisme intervient. L'étirement des myocytes, préalable à la contraction, augmente l'affinité de la troponine C pour le calcium : ainsi, si le myocarde ventriculaire est étiré par une augmentation du volume télédiastolique, la troponine fixe davantage de calcium, ce qui augmente le nombre des interactions entre actine et myosine, donc la tension développée par les cellules, et à l'échelle de l'organe le volume systolique.

Ce mécanisme se manifeste sur un cœur dénervé et perfusé par un simple liquide physiologique (ne contenant pas de messagers intercellulaires) ; il est donc indépendant de l'arrivée au cœur d'informations en provenance du reste de l'organisme. Il s'agit d'un autocontrôle.

17.3.2 Contrôle nerveux du débit cardiaque

a) Double innervation cardiaque

L'étude histologique du cœur montre que le myocarde contient des fibres nerveuses. L'innervation du cœur appartient au **système nerveux végétatif** ou **système nerveux autonome** qui innerve les viscères par l'intermédiaire de neurones faisant synapse hors du système nerveux

Voir « les subdivisions du système nerveux », chapitre 10, encart 10.2

central, dans un ganglion viscéral. Elle comprend deux types de voies efférentes représentées très schématiquement sur la figure 17.17. Les conditions dans lesquelles ces voies sont mises en œuvre seront développées au chapitre 19 (figures 19.8 et 19.15 notamment).

➤ Voies parasympathiques efférentes

Elles sont constituées par des fibres de la **dixième paire de nerfs crâniens** (nerfs X = nerfs vagues = nerfs pneumogastriques) dont les corps cellulaires sont situés dans le bulbe rachidien. Les synapses avec les neurones postganglionnaires se font au voisinage du cœur. Les fibres parasympathiques postganglionnaires se terminent au voisinage du NSA ou du NAV. Ceux-ci sont riches en acétylcholine estérase ; en effet les synapses entre une fibre postganglionnaire parasympathique et une cellule cardionectrice sont **cholinergiques**.

Voir *Biologie 1re année*, TP8, figure TP8.14

Voir « neurotransmetteurs », chapitre 10, § 10.2.2

➤ Voies orthosympathiques efférentes

Les fibres préganglionnaires sont issues de la partie antérieure de la moelle épinière. Les ganglions sympathiques sont situés près de la moelle épinière (ganglions cervicaux). Les fibres postganglionnaires constituent un réseau complexe qui se ramifie dans toutes les parties du cœur, au voisinage des cellules myocardiques et cardionectrices. Les synapses entre une fibre postganglionnaire orthosympathique et une cellule cardiaque sont **noradrénergiques**.

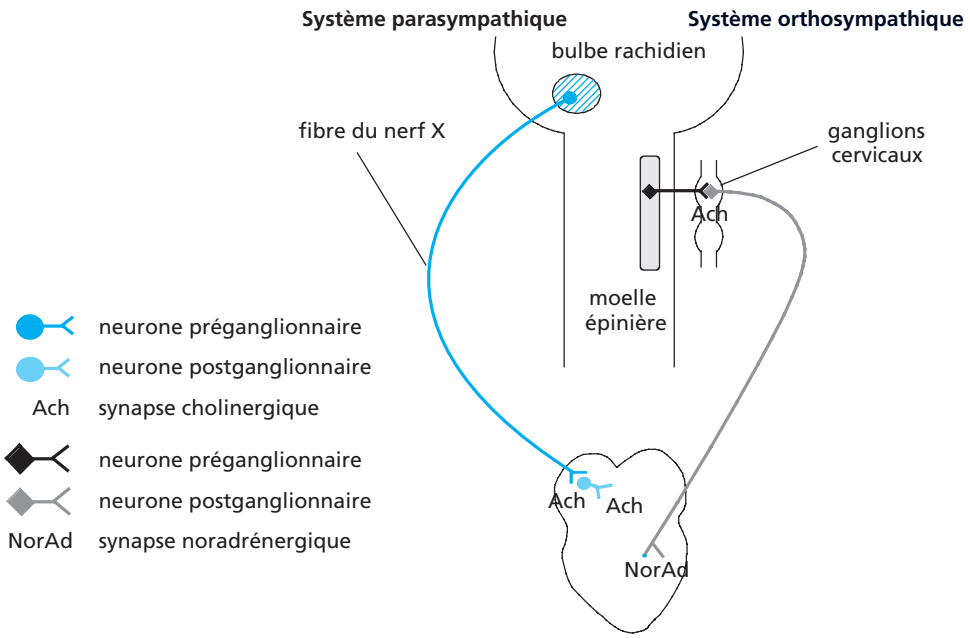


Figure 17.17 Disposition schématique de l'innervation cardiaque.
L'innervation cardiaque est paire. Le parasympathique n'est ici représenté que dans sa partie droite, l'orthosympathique que dans sa partie gauche.

b) Innervation parasympathique, tonique et cardiomodératrice

➤ Section puis stimulation d'un des nerfs vagues (X)

La section d'un des nerfs X conduit à distinguer deux bouts : l'un relié aux centres nerveux (bout central), l'autre relié au cœur (bout périphérique). La stimulation du bout central d'un nerf X est sans effet sur le cœur, alors que celle du bout périphérique entraîne une baisse de la fréquence cardiaque. Les fibres du nerf X conduisent donc l'influx nerveux des centres nerveux vers le cœur (**influx efférent**).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ Effets de stimulations d'un des nerfs vagues (X)

La stimulation électrique modérée d'un des nerfs vagues entraîne une baisse de la fréquence cardiaque (figure 17.18). Lors d'une stimulation vagale intense et prolongée, le cœur peut s'arrêter en diastole puis repartir avant même la fin de la stimulation. C'est le phénomène d'**échappement**, dû à l'épuisement du neurotransmetteur dans les terminaisons présynaptiques, puisque le neurotransmetteur est inactivé par l'acétylcholine estérase. Le système parasympathique a donc un effet **cardiomodérateur**. De façon plus précise, la stimulation vagale diminue la fréquence de dépolarisation du NSA (effet chronotrope négatif), ralentit la conduction du potentiel d'action dans le NAV et diminue la force de contraction des oreillettes.

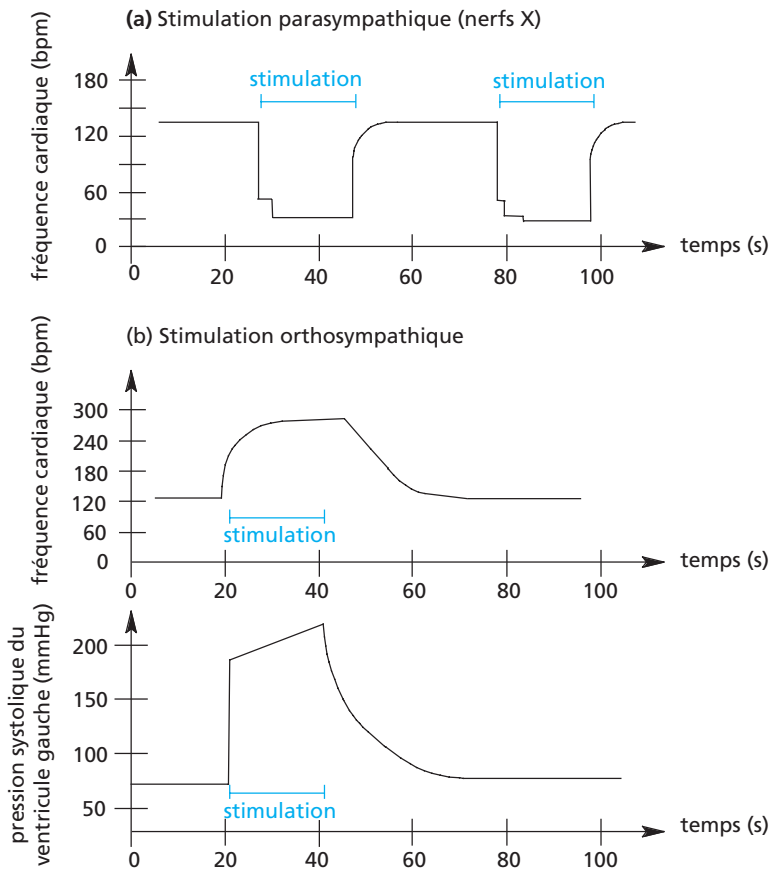


Figure 17.18 Effets de stimulations de l'innervation cardiaque chez le chien.

➤ Effets de l'inactivation du parasympathique

Chez l'animal, la section bilatérale des nerfs vagues entraîne une augmentation de la fréquence cardiaque. Chez l'Homme, l'administration d'**atropine**, qui bloque l'action du parasympathique, a le même effet. Donc, même au repos, le système parasympathique exerce son influence sur l'activité cardiaque : il existe un **tonus** cardiomodérateur parasympathique.

➤ Mode d'action

Les cellules cibles des terminaisons parasympathiques sont essentiellement les cellules cardionectrices du NSA et du NAV.

Effets de l'acétylcholine sur l'activité électrophysiologique du nœud sino-auriculaire
La figure 17.19 présente l'évolution du potentiel transmembranaire d'une cellule du NSA en présence d'acétylcholine, neuromédiateur du système parasympathique.

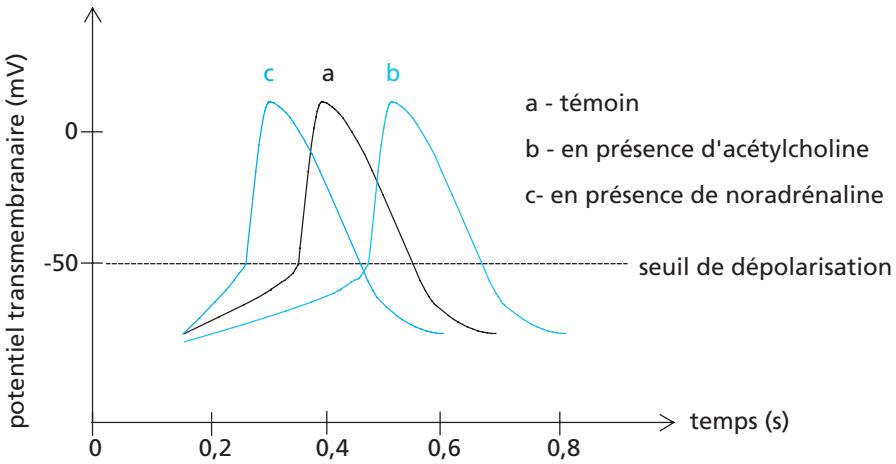


Figure 17.19 Effets des neuromédiateurs du système nerveux végétatif sur le potentiel transmembranaire d'une cellule du NSA.

L'effet de l'acétylcholine est double : elle diminue la pente du potentiel entraîneur et elle hyperpolarise la membrane au repos. De ce fait, le seuil de dépolarisation nécessaire à l'obtention d'un potentiel d'action est atteint plus lentement. Le rythme de décharge des cellules du NSA diminue.

Mécanisme cellulaire de l'effet chronotrope négatif
L'atropine qui bloque l'action parasympathique sur le cœur est un antagoniste des récepteurs **muscariniques** à l'acétylcholine, notés mAChR. Les effets cellulaires du parasympathique sont déclenchés par la fixation de l'acétylcholine à ces récepteurs membranaires. La muscarine est un agoniste du neurotransmetteur sur les cellules cardiaques. L'action de l'acétylcholine se traduit par une augmentation du courant potassique sortant de la cellule, qui hyperpolarise la membrane, et par une légère diminution du courant entrant sodique (noté i_e sur la figure 17.13) à l'origine du potentiel entraîneur. Les récepteurs muscariniques sont couplés à une protéine G : la transduction membranaire est indirecte. La protéine G concernée est une protéine de type G_i ; i signifie qu'elle inhibe l'adénylyl-cyclase. Son action sur les cellules du NSA est double (figure 17.20).

- Sa sous-unité α_i inhibe directement les canaux HCN (§ 17.2.1c). De plus, en inhibant l'activité de l'adénylyl-cyclase, elle diminue la concentration cytosolique de l'AMP_c ce qui inhibe également les canaux HCN. Le courant entrant sodique en est diminué, ce qui ralentit la dépolarisation spontanée de la membrane.
- Ses sous-unités β et γ stimulent l'ouverture des canaux potassiques, ce qui augmente l'hyperpolarisation des cellules nodales.

En présence d'acétylcholine, le potentiel de *pacemaker* commence donc à une valeur inférieure et possède une pente plus faible. Pour ces deux raisons, la fréquence des potentiels d'action, donc la fréquence cardiaque est diminuée. Le temps de réponse à l'acétylcholine est plus grand que pour le myocyte strié squelettique ; on note un délai de 30 à 40 ms. C'est la conséquence de l'augmentation du nombre d'intermédiaires dans la chaîne de transduction du signal. Comme pour la jonction neuromusculaire, l'acétylcholine est détruite dans la fente synaptique par l'acétylcholine estérase.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

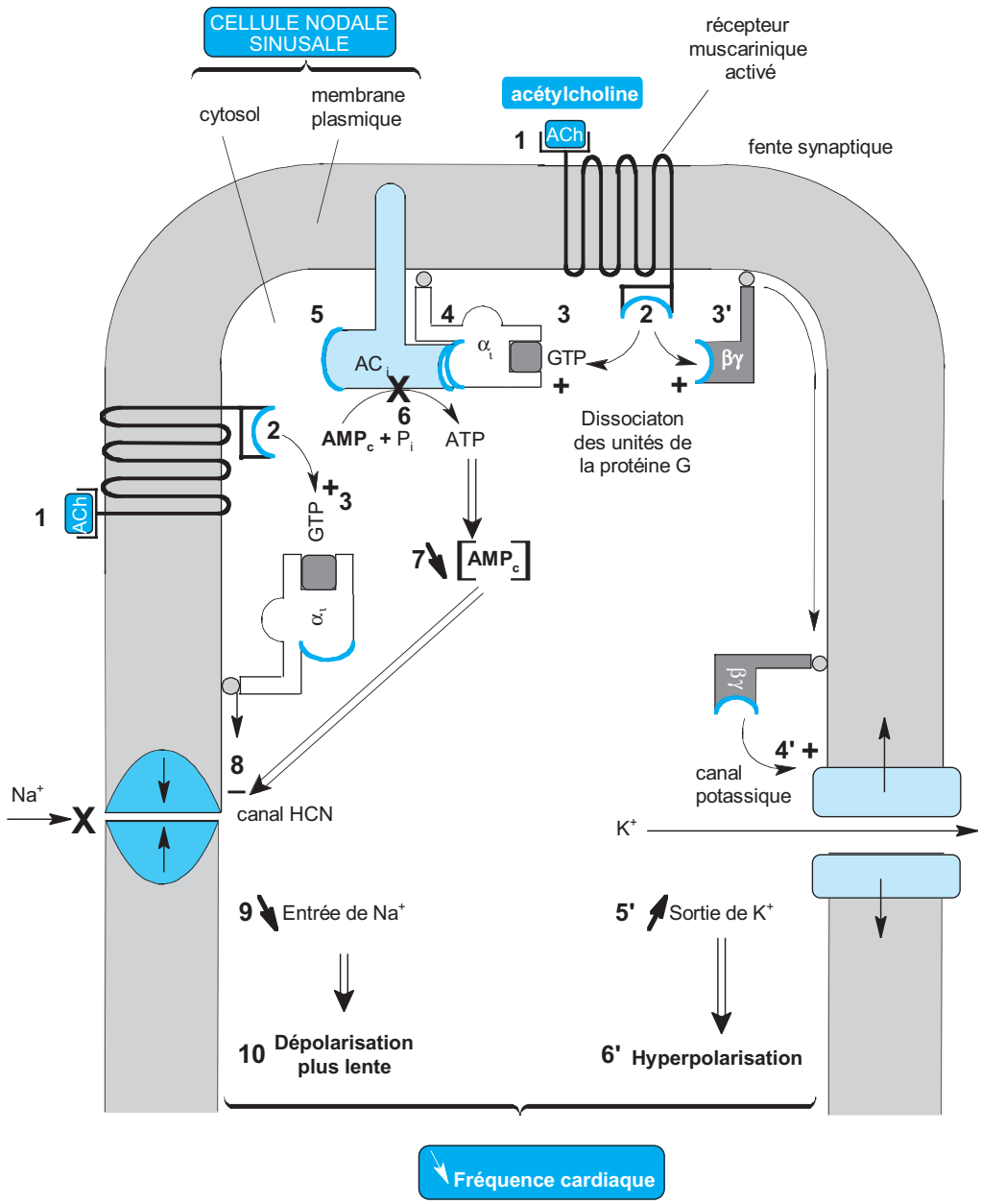


Figure 17.20 Effet chronotrope négatif de l'acétylcholine sur une cellule du NSA via les récepteurs muscariniques.

c) Innervation orthosympathique, phasique et cardiostimulatrice

➤ Effets de stimulations de l'innervation cardiaque orthosympathique

La stimulation électrique d'un des ganglions sympathiques entraîne une augmentation de la fréquence cardiaque et de la pression ventriculaire systolique (figure 17.18).

Le système orthosympathique a donc un effet **cardiostimulateur**. De façon plus précise, la stimulation orthosympathique augmente la fréquence des dépolarisations du NSA (effet chronotrope positif), augmente la puissance de contraction du myocarde (effet inotrope positif) et accélère la conduction du potentiel d'action dans le réseau du tissu nodal (effet dromotrope positif). Elle accélère aussi la relaxation du myocarde, ce qui favorise le remplissage des ventricules.

➤ Effets de l'inactivation de l'orthosympathique

Voir « agonistes et antagonistes adrénergiques », chapitre 11, encart 11.1

Chez l'animal, la section bilatérale de l'innervation orthosympathique cardiaque est sans effet. Il en est de même, chez l'humain, pour l'administration de **propanolol**, qui bloque certaines actions de l'orthosympathique. Donc, contrairement au système parasympathique, le système orthosympathique n'exerce pas d'influence sur l'activité cardiaque d'un organisme au repos : son action n'intervient que lors de périodes physiologiques particulières (lors d'un exercice physique, par exemple), elle est **phasique**.

➤ Mode d'action

Les cellules cibles des terminaisons orthosympathiques sont aussi bien des cellules myocardiques que des cellules cardionectrices.

Effet chronotrope positif sur les cellules nodales

Des cellules du NSA cultivées en présence de noradrénaline, neuromédiateur du système orthosympathique, présentent une augmentation de la fréquence de décharge, due à une augmentation de la pente du potentiel entraîneur (figure 17.19). Le seuil de genèse d'un potentiel d'action est ainsi atteint plus rapidement que dans la situation témoin. Cet effet est dû à une augmentation du courant sodique dépolarisant.

Voir « protéine G », chapitre 11, § 11.3.1b

Le propanolol qui bloque l'action orthosympathique sur le cœur est un antagoniste des récepteurs **β_1-adrénergiques.** Ces récepteurs sont couplés à une protéine G_s. La sous-unité α_s activée agit de deux façons (figure 17.21) : elle stimule l'ouverture des canaux HCN directement, ou indirectement par l'augmentation de la concentration cytosolique en AMP_c provoquée par l'activation de l'adénylyl-cyclase. L'entrée d'ions Na^+ dans les cellules sinusales en est facilitée. La pente du potentiel *pacemaker* est plus forte et le seuil d'obtention du potentiel d'action est atteint plus vite. La fréquence cardiaque est augmentée. Ces effets sont opposés à ceux de l'acétylcholine sur cette même cible. Noradrénaline et acétylcholine ont une action antagoniste sur la fréquence cardiaque.

Effet inotrope positif sur les cellules myocardiques

Les effets cellulaires de l'orthosympathique sont là encore déclenchés par la fixation de la noradrénaline aux récepteurs membranaires β_1-adrénergiques. Il s'ensuit une augmentation de la concentration en AMPc consécutive à l'activation de l'adénylyl-cyclase. L'AMPc active alors une protéine kinase A qui déclenche les effets cellulaires, en phosphorylant trois types de protéines (figure 17.22).

- Les canaux calciques lents, qui s'ouvrent alors, accélèrent la dépolarisation de la membrane.
- Les chaînes légères de myosine du cytosquelette sont activées ce qui augmente le nombre des ponts entre actine et myosine.
- Les ATPases Ca^{2+} dépendantes de la membrane du réticulum endoplasmique et du plasmalemne accélèrent le retour à une faible concentration cytosolique en calcium, ce qui favorise le relâchement.

Après action, les molécules de noradrénaline ne sont pas détruites par une réaction enzymatique ; elles sont recapturées par les terminaisons présynaptiques. Ceci explique que l'arrêt des effets de la stimulation orthosympathique soit plus progressif que pour la stimulation parasympathique.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

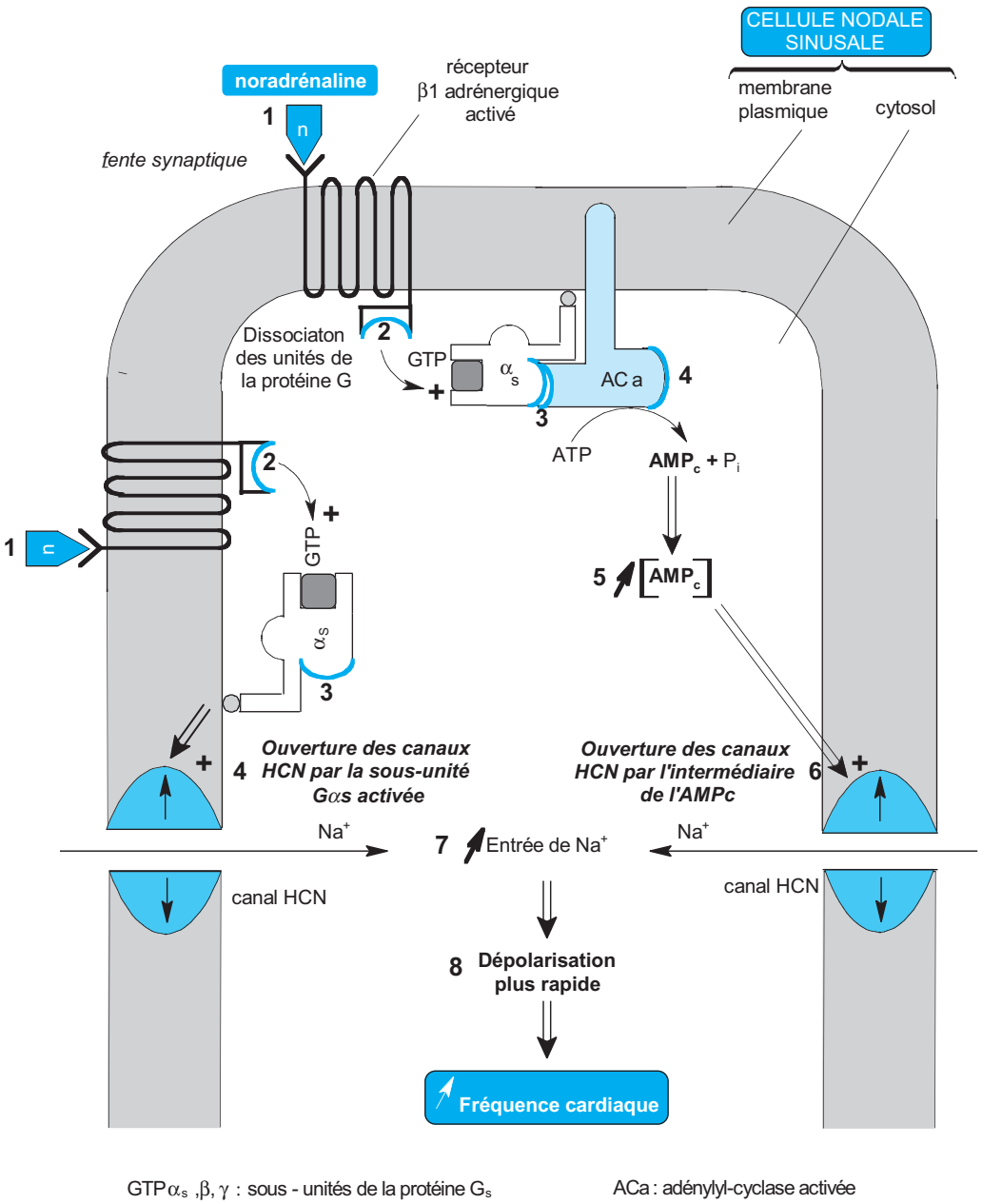
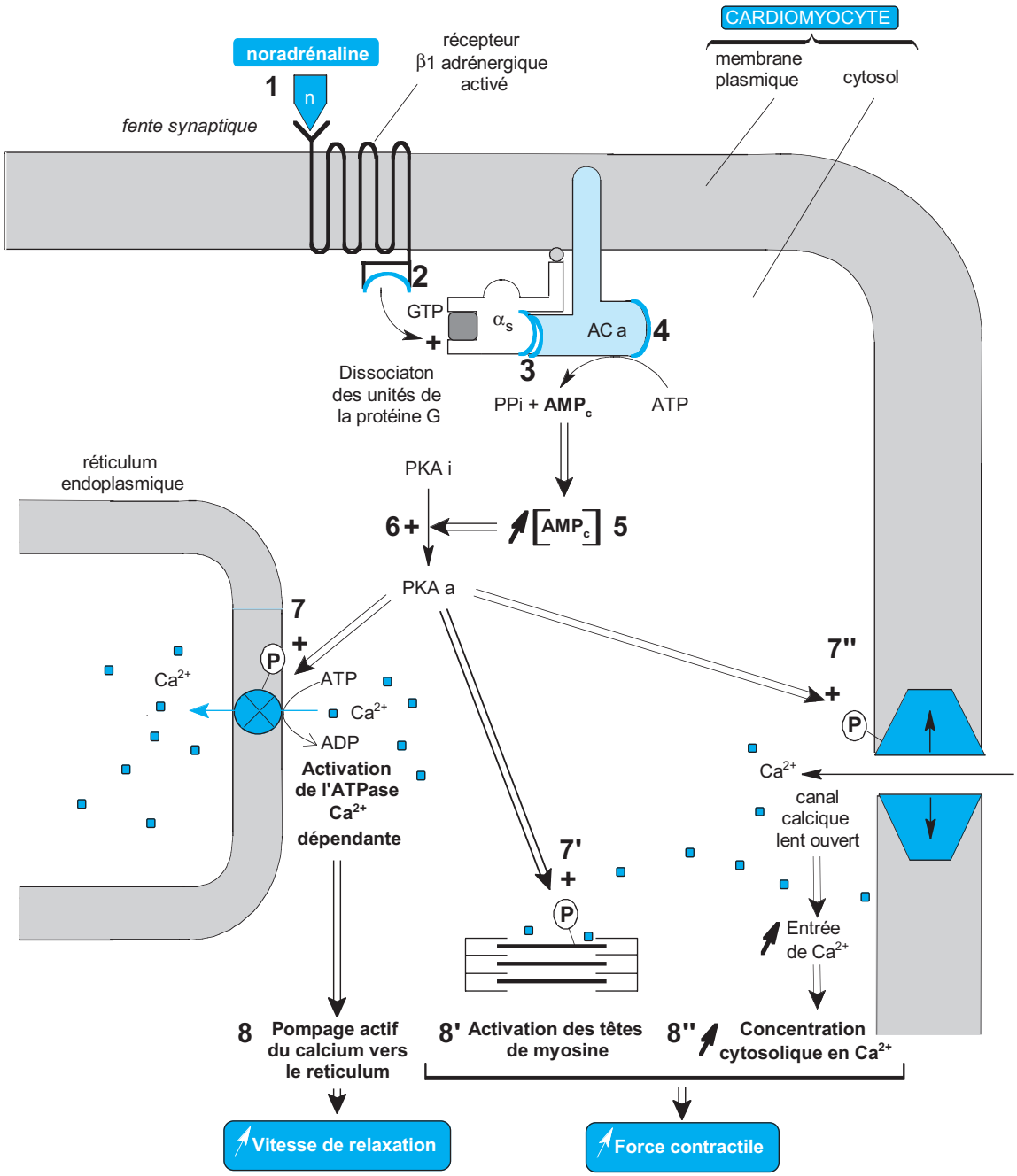


Figure 17.21 Effet chronotrope positif de la noradrénaline sur une cellule du NSA via les récepteurs β1-adrénergiques



GTP α_s : sous - unité α de la protéine G_s ACa : adénylyl-cyclase activée

PKA i : protéine kinase A inactivée PKA a : protéine kinase A activée

Figure 17.22 Effet inotrope positif de la noradrénaline sur un cardiomyocyte via les récepteurs β_1-adrénergiques.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

17.3.3 Contrôle hormonal du débit cardiaque

a) Mise en évidence

Après une transplantation cardiaque réussie, la capacité d'adaptation du cœur greffé à un effort physique est réduite à la suite de l'élimination de l'innervation du greffon. Cependant, une augmentation limitée de la fréquence cardiaque est enregistrée lors d'un exercice. Cette réponse résulte dans un premier temps de l'autocontrôle du volume systolique (§ 17.3.1) qui est prolongé par un contrôle hormonal de l'activité cardiaque, notamment grâce à l'action de l'adrénaline, hormone sécrétée dans le sang par la médullosurrénale lors d'un exercice physique (§ 10.1.1b).

b) Adrénaline, hormone cardiostimulatrice

L'adrénaline a les mêmes effets sur les cellules cardiaques que la noradrénaline libérée par les terminaisons orthosympathiques. Elle agit sur les cellules nodales et les cardiomyocytes en se fixant sur les récepteurs β_1-adrénergiques (figures 17.21 et 17.22).

17.3.4 Effets de ces contrôles lors d'un exercice physique

Les mécanismes que nous venons d'étudier constituent des voies de contrôle possibles de l'activité cardiaque. La mise en jeu de ces mécanismes peut être aussi variée que les situations physiologiques. Dans le cadre fixé par le programme, nous nous limiterons à présenter les modalités de commande de l'effecteur cardiaque lors d'un exercice physique (figure de synthèse). La mise en jeu de ces commandes sera détaillée au chapitre 19 (§ 19.1.1b).

Pour conclure cette étude, nous remarquerons que le cœur présente de nombreuses adaptations structurales à sa fonction de pompe sanguine. La disposition des fibres striées autour des cavités, les valvules permettent la mise en mouvement du sang de façon unidirectionnelle suivant un gradient de pression. Le tissu nodal, l'anneau fibreux isolant, les jonctions intercellulaires contribuent à la rythmicité cardiaque et à la synchronisation de l'activité des différentes parties du cœur. L'innervation et l'équipement membranaire en récepteurs et protéines de transduction permettent un contrôle de l'activité cardiaque dans les différentes conditions de fonctionnement de l'organisme. Le fonctionnement du cœur dépend aussi de celui des vaisseaux sanguins qui sera étudié au chapitre suivant.

RÉVISER

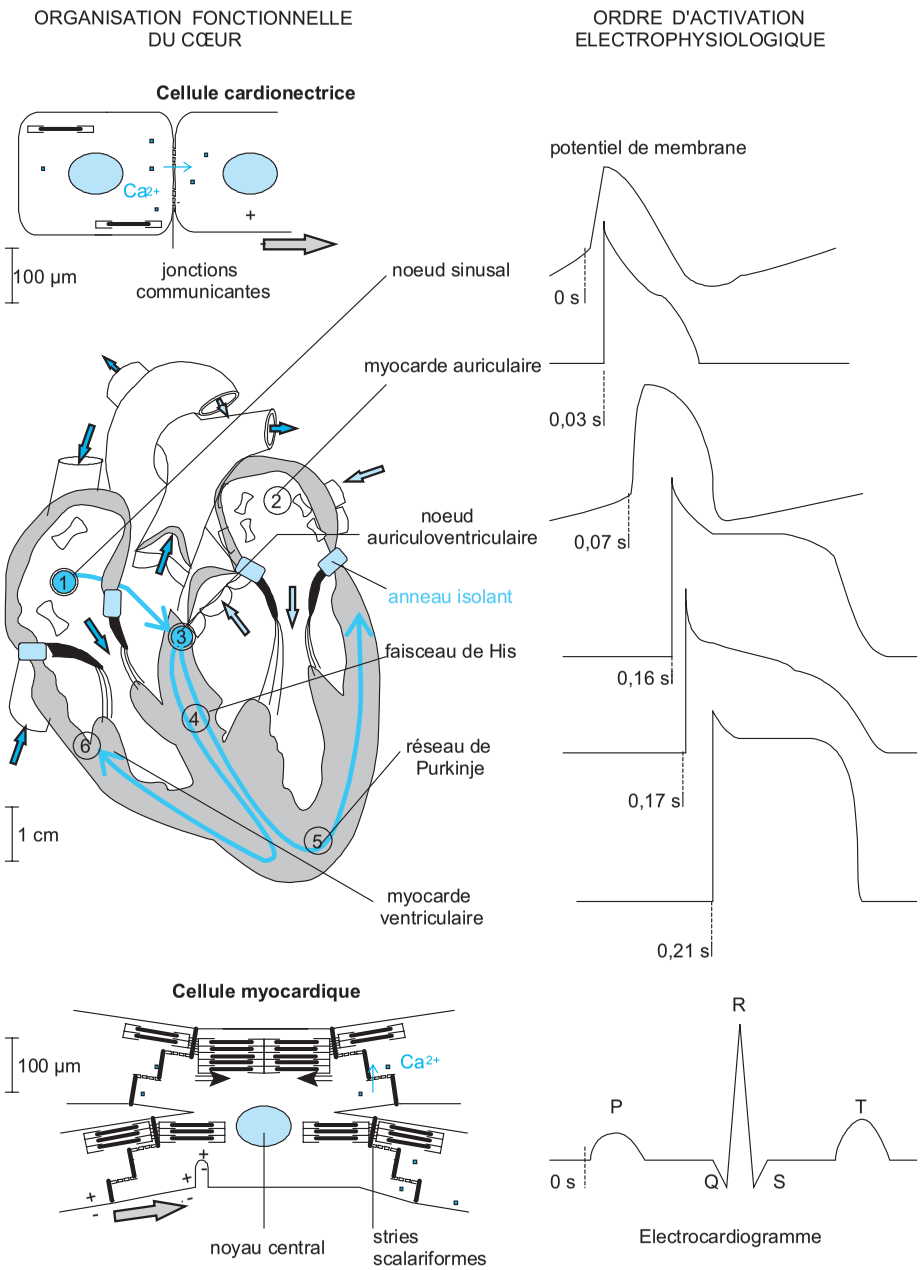
L'essentiel

Le cœur est un muscle creux cloisonné en deux moitiés, constituée chacune d'une oreillette qui reçoit le sang par les veines et d'un ventricule qui envoie le sang dans les artères. Des valvules auriculo-ventriculaires d'une part, et artérielles d'autre part, en s'opposant au reflux du sang, contraignent la circulation intracardiaque de façon unidirectionnelle, de l'oreillette vers le ventricule puis vers les artères.

L'auscultation des bruits du cœur liés à la fermeture des valvules est une méthode simple d'exploration du fonctionnement cardiaque. Les deux parties du cœur se contractent de façon synchrone. Un cycle cardiaque dure en moyenne 0,8 s ; deux événements majeurs se succèdent alors : une phase de relâchement des ventricules, la diastole ventriculaire (0,5 s), au cours de laquelle les ventricules se remplissent de sang et une phase de contraction, la systole ventriculaire (0,3 s) qui aboutit à l'éjection du sang dans le système artériel. Même en fin de systole, les cavités cardiaques ne sont jamais vides de sang. Le sang s'écoule suivant le gradient de pression qui résulte de l'état (contracté ou relâché) de la paroi des cavités cardiaques. Au repos chaque ventricule propulse chaque minute dans les artères, un volume de sang égal au volume sanguin de l'organisme (5 L). La pression d'éjection du sang étant cinq fois plus

Mots-clés

- acétylcholine
- adrénaline
- automatisme
- canaux calciques lents
- électrocardiogramme
- diastole
- débit cardiaque
- disque intercalaire
- fréquence cardiaque
- noradrénaline
- oreillette
- orthosympathique
- *pacemaker*
- parasympathique
- période réfractaire
- plateau de dépolarisation
- potentiel d'action cardiaque
- potentiel de repos
- potentiel entraîneur
  = potentiel de *pacemaker*



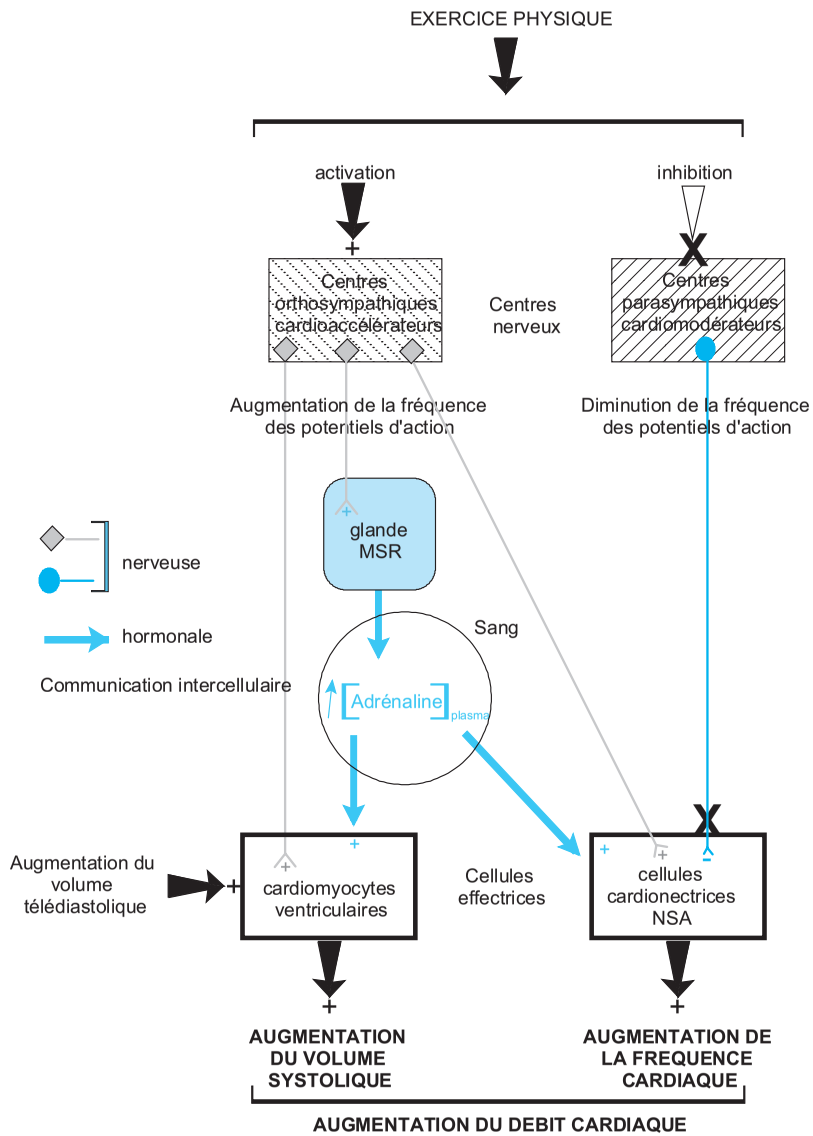


Figure de synthèse

RÉVISER

L'essentiel (suite)

élevée pour le cœur gauche que pour le cœur droit le travail cardiaque du cœur gauche se trouve augmenté dans des proportions équivalentes. À l'échelle cellulaire, le mécanisme de la contraction est, pour l'essentiel, le même que celui vu pour les myocytes squelettiques. La petite taille des myocytes cardiaques, leur disposition ramifiée et l'existence de nombreuses jonctions entre cellules adjacentes rappellent les caractéristiques des myocytes lisses ; ce sont des adaptations permettant la contraction autour d'une cavité.

Les cellules cardiaques sont excitables. Les cardiomyocytes présentent un potentiel de repos très proche du potentiel d'équilibre des ions K^+ (–90 mV). À la suite d'une excitation, ils génèrent un potentiel d'action particulièrement long (0,3 s), qui se caractérise par un plateau de dépolarisation (0,2 s), dû à l'ouverture de canaux calciques lents, réglés par la tension. En conséquence, la période réfractaire des myocytes cardiaques est de même durée que leur contraction ; le myocarde est intétanisable. Les variations de potentiel membranaire des cellules cardiaques en activité entraînent des déplacements de charge dans les liquides de l'organisme qui se traduisent par des différences de potentiel enregistrables à la surface du corps sous la forme d'un ECG dont l'étude présente un très grand intérêt clinique. L'élévation de la concentration en calcium du cytoplasme, consécutive à l'entrée de calcium extracellulaire lors du potentiel d'action cardiaque, permet, comme dans le myocyte squelettique, le couplage entre excitation et contraction. Le calcium stocké dans les réservoirs du réticulum joue aussi un rôle dans ce couplage.

Le cœur est un organe automatique : il contient des cellules musculaires particulières, les cellules cardionectrices, capables de se dépolariser spontanément. Le nœud sino-auriculaire, qui présente la plus grande fréquence de dépolarisations spontanées (100 min^{-1}), est le *pacemaker* physiologique. Le potentiel d'action généré par le NSA est transmis directement au myocarde auriculaire puis au myocarde ventriculaire par le nœud auriculo-ventriculaire, puis le faisceau de His et le réseau de Purkinje.

Les caractéristiques électrophysiologiques du NAV sont responsables du délai entre l'activation des oreillettes et celle des ventricules. La transmission du potentiel d'action cardiaque au sein du tissu nodal, des cellules cardionectrices aux cellules myocardiques, et au sein du myocarde, se fait par des jonctions lacunaires (synapses électriques) (figure de synthèse partie gauche).

Lors d'un exercice physique, trois types de mécanismes aboutissent à une augmentation du débit cardiaque. À la suite de l'augmentation du retour veineux, le volume de remplissage des ventricules est augmenté ; les cardiomyocytes étirés se contractent avec davantage de force. Il s'agit d'un autocontrôle (loi de Starling). Le système parasympathique cardiomodérateur est inhibé, alors que le système orthosympathique cardioaccélérateur est activé : la fréquence cardiaque augmente (effet chronotrope positif), ainsi que la force des contractions (effet inotrope positif), ce qui accroît le volume systolique. Enfin, un contrôle hormonal, par l'adrénaline de la glande médullosurrénale, renforce l'effet du système orthosympathique. Les contrôles nerveux et hormonal de l'activité cardiaque sont dus à l'action de messagers de la communication intercellulaire. L'acétylcholine, neurotransmetteur du parasympathique, exerce l'effet chronotrope négatif, en se fixant sur des récepteurs muscariniques couplés à des protéines G_i. La noradrénaline, neurotransmetteur du système orthosympathique, et l'adrénaline, exercent leurs effets chronotrope et inotrope positifs en se fixant sur des récepteurs β_1-adrénergiques, couplés à des protéines G_s.

Mots-clés (suite)

- protéines G
- récepteurs muscariniques
- récepteurs adrénergiques
- synapse électrique
- tissu nodal
- travail cardiaque
- valvule cardiaque
- ventricule
- volume d'éjection systolique

RÉVISER

Attention

- Visualisez bien la position des valvules pour comprendre le sens de circulation du sang à l'intérieur du cœur.
- Orientez correctement les coupes longitudinales de cœur.
- Distinguez automatisme et autonomie (terme souvent employé à tort pour le cœur).
- Distinguez potentiel d'action et potentiel de *pacemaker*.
- Comprenez les étapes de la propagation de l'excitation à l'ensemble du myocarde.
- Retenez l'antagonisme acétylcholine/catécholamines sur les cellules nodales.

S'ENTRAÎNER

QCM

1. Replacer les événements suivants dans l'ordre chronologique.
❑ a. le premier bruit du cœur, ❑ b. le second bruit du cœur, ❑ c. l'ouverture de la valvule mitrale, ❑ d l'ouverture des valvules sigmoïdes, ❑ e. la déflection P de l'ECG, ❑ f. la déflection T de l'ECG, ❑ g. le complexe QRS de l'ECG, ❑ h. l'éjection systolique.

2. Les caractères suivants distinguent les myocytes cardiaques des myocytes squelettiques
❑ a.la position des noyaux, ❑ b. la présence de sarcomères, ❑ c. la nature des canaux ioniques du sarcolemne, ❑ d. la nature des substrats énergétiques utilisés.

3. La phase de dépolarisation rapide du potentiel d'action des cellules nodales est due
❑ a. à l'ouverture de canaux sodiques, ❑ b. à l'ouverture de canaux calciques, ❑ c. à l'ouverture de canaux potassiques.

4. La phase de dépolarisation rapide du potentiel d'action des cardiomyocytes est due
❑ a. à l'ouverture de canaux sodiques, ❑ b. à l'ouverture de canaux calciques, ❑ c à l'ouverture de canaux potassiques.

5. On parle d'automatisme cardiaque parce que ❑ a. le cœur se contracte rythmiquement, ❑ b. le cœur a ses raisons que la raison ne connaît point, ❑ c. le cœur se contracte rythmiquement même lorsqu'il est isolé de l'organisme.

6. Le délai qui sépare la contraction des ventricules de celle des oreillettes est dû
❑ a. à la présence d'un anneau conjonctif isolant à la base des oreillettes, ❑ b. au plus grand développement du myocarde ventriculaire, ❑ c. aux propriétés électrophysiologiques du nœud auriculo-ventriculaire, ❑ d. à la durée de la période réfractaire des cardiomyocytes.

7. La stimulation de l'innervation orthosympathique efférente du cœur a les conséquences suivantes ❑ a. libération d'acétylcholine au voisinage des cardiomyocytes, ❑ b. activation des récepteurs β_1-adrénergiques, ❑ c. activation de l'adénylyl cyclase, ❑ d. activation de l'ATPase Ca^{2+} dépendante de la membrane du réticulum.

8. Lors d'un exercice physique ❑ a. la fréquence de décharge des fibres efférentes parasympathiques augmente, ❑ b. le volume systolique augmente, ❑ c. le volume télédiastolique augmente, ❑ d. le débit cardiaque peut atteindre 30 $L.min^{-1}$.

Questions de synthèse

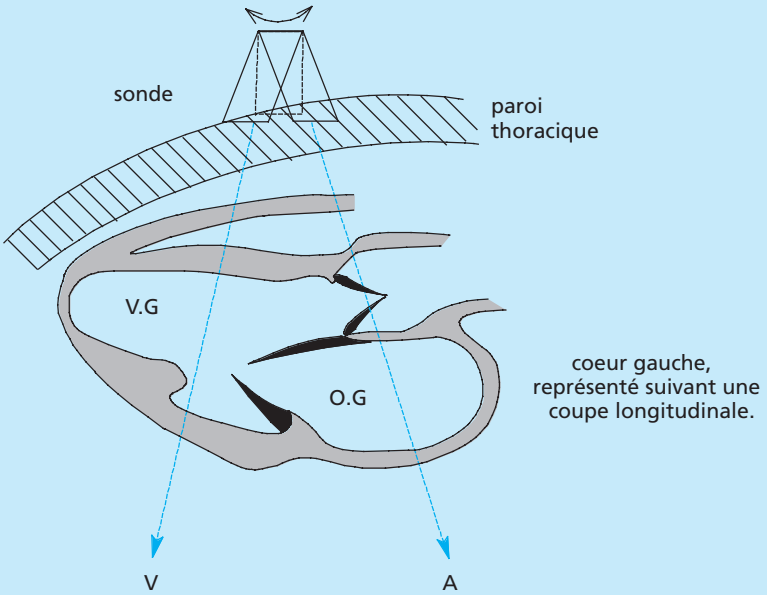
Le cœur : relations structure/fonction aux différentes échelles.
Comparez la cellule musculaire striée squelettique et la cellule myocardique.

Analyse de documents

Exercice 17.1 : Échographie cardiaque *(Extrait du sujet de l'épreuve de Biologie de la Banque ENS 2001).*
Lors de l'échographie cardiaque, un faisceau ponctuel d'ultrasons émis par une sonde appliquée sur le thorax permet d'enregistrer les mouvements de signaux échogènes qui se trouvent sur son trajet. Ainsi l'exploration se fait dans une seule direction, qui est celle du faisceau incident (par exemple, incidences V et A de la figure 17.23a).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

(a) Dispositif de balayage des structures cardiaques par échographie



(b) Enregistrements obtenus suivant les incidences V et A

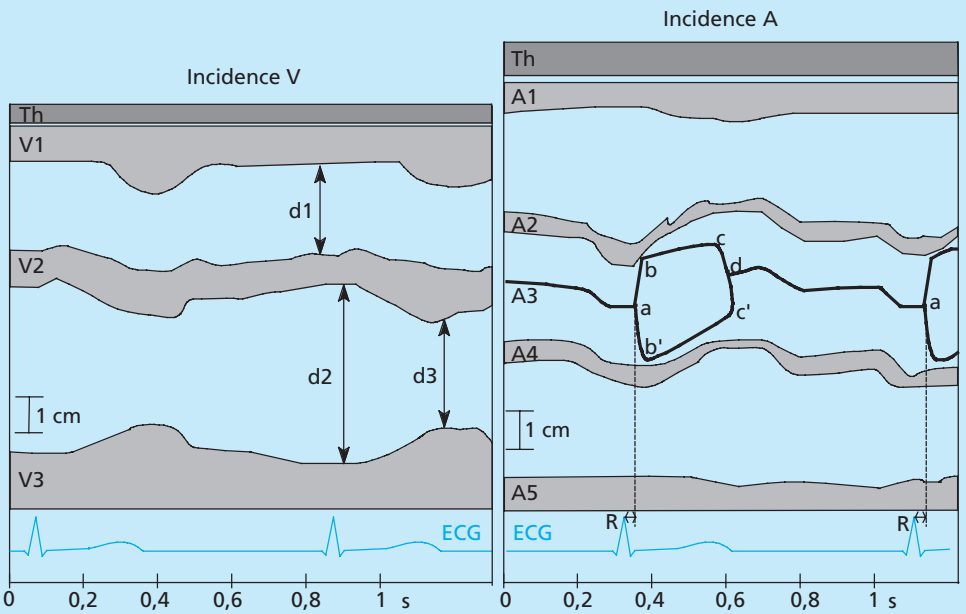


Figure 17.23 Échographie cardiaque.

Sur l'enregistrement (figure 17.23b), les signaux sont représentés en ordonnée suivant leur profondeur, et défilent sur une échelle de temps, donnée en abscisse. Les structures immobiles sont donc représentées par des droites parallèles à l'axe des temps, et les structures mobiles par des courbes.

1. En utilisant vos connaissances de la structure du cœur et la figure 17.23a, identifiez pour chaque incidence, les structures rencontrées par le faisceau d'ultrasons : V1, V2, V3 et A1, A2, A3, A4, A5.

2. Considérez l'enregistrement suivant l'incidence V. Que représentent les distances d1, d2, d3. Lors de l'échographie, le cardiologue calcule l'indice I = (d2 – d3)/d2. De quelle caractéristique fonctionnelle cet indice est-il le reflet ?˚

3. Sur le tracé A3 de l'enregistrement suivant l'incidence A, à quoi correspondent les segments da, abcd, ab'c'd ? À quoi correspond l'intervalle de temps Ra ?

4. On assimile le ventricule gauche à un ellipsoïde de révolution de rayon maximal r et de grande longueur L = 3r. En utilisant l'enregistrement suivant l'incidence V, calculez le volume du ventricule gauche en fin de diastole et en fin de systole.

Donnée : volume V de l'ellipsoïde de révolution $V = (2.\pi.L.r^2)/3$.

Exercice 17.2 : **Mesure du débit cardiaque**

La figure 17.24 présente les résultats d'une expérience visant à mesurer le débit cardiaque chez un sportif au repos et au cours d'une activité musculaire, en suivant la dilution dans le sang d'un indicateur coloré qui ne diffuse pas hors des vaisseaux. Une quantité connue (m = 5 mg) de colorant est injectée par voie intraveineuse ; la circulation distribue ce colorant dont la concentration est mesurée par prélèvements sanguins successifs dans une artère systémique, au cours du premier passage du sang.

1. Interprétez l'évolution de la concentration C du colorant au cours du temps chez un sujet au repos.

2. Comparez l'évolution des concentrations au repos et lors d'une activité musculaire.

3. Proposez une méthode de quantification du débit cardiaque.

4. La concentration moyenne CM du colorant lors du premier passage est de 1,60 $mg.L^{-1}$ au repos et de 1,51 $mg.L^{-1}$ en activité. Calculez le débit cardiaque dans les deux conditions.

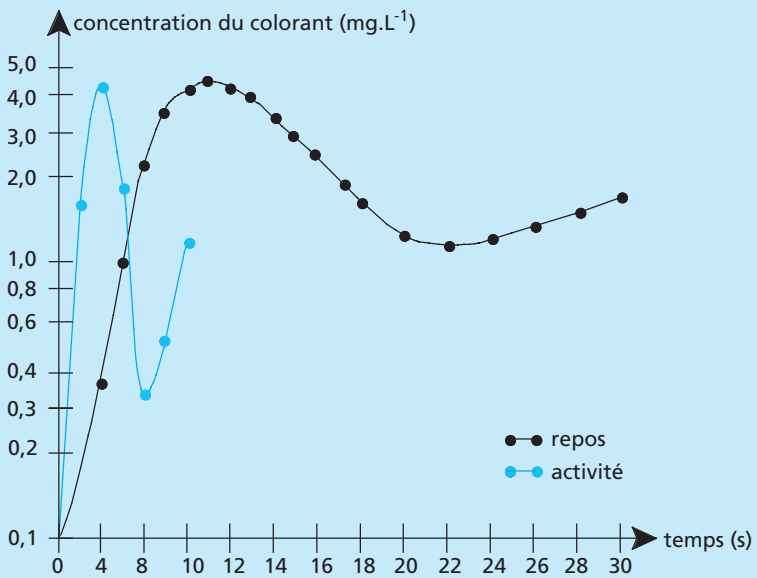


Figure 17.24 Mesure du débit cardiaque par une méthode de dilution.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

La distribution du sang au muscle et son contrôle

CHAPITRE 18

Plan

18.1 Rôle du système artériel
18.2 Rôle des capillaires
14.3 Rôle du système veineux

Introduction

Nous avons vu que le cœur des Mammifères comporte deux pompes en série à l'origine d'une double circulation :

- la petite circulation, ou **circulation pulmonaire** : ventricule droit, artères pulmonaires, capillaires pulmonaires, veines pulmonaires, oreillette gauche ;
- la grande circulation, ou **circulation systémique** : ventricule gauche, aorte puis artères systémiques, capillaires des organes, veines systémiques puis veines caves, oreillette droite.

La distribution du sang au muscle se fait ainsi par la circulation systémique, qui se distingue de la circulation pulmonaire par une pression hémodynamique élevée.

Voir « histologie des vaisseaux sanguins », TP5, § 5.2.3b

L'étude histologique des différents vaisseaux a permis de se rendre compte de leur diversité. La paroi des artères et des veines comprend 3 enveloppes (intima, média, adventice) d'épaisseur et de composition spécifiques. Ainsi, les vaisseaux ne sont pas de simples conduits endiguant passivement le flot circulatoire.

- Comment la structure des différents segments de l'arbre vasculaire est-elle liée à leur rôle dans la distribution du sang aux organes ?

Nous répondrons à cette question successivement pour chacun des trois grands types de vaisseaux, pris dans l'ordre où les parcourt le flux circulatoire : artères, capillaires, veines.

18.1 RÔLE DU SYSTÈME ARTÉRIEL

Les artères, quel que soit leur diamètre, sont caractérisées par le fait que leur section reste arrondie même lorsque le vaisseau est vide de sang. Deux types fonctionnels d'artères seront distingués en fonction du diamètre et surtout de la structure de la tunique moyenne conjonctive, la média, élastique ou musculaire.

18.1.1 Les grosses artères élastiques : des réservoirs de pression

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.3.1b

L'aorte, issue du ventricule gauche, en est un exemple. La paroi des grosses artères est relativement épaisse par rapport à la lumière, peu déformable, sans être rigide. Leur média contient des fibres (= cellules) musculaires lisses, et une abondante matrice extracellulaire faite de collagène et surtout de lames fibreuses (fibres = édifices moléculaires) d'élastine. On peut donc considérer ces vaisseaux comme des conduits élastiques de grand diamètre. Les résultats de la figure 18.1 montrent que le sang y circule sous pression élevée (supérieure à 10 kPa) avec une assez grande vitesse (près de 50 $cm.s^{-1}$). Quelles sont leurs fonctions dans la circulation du sang ?

a) Pression artérielle

➤ Mesure de la pression artérielle

Chez l'être humain, la mesure de la pression artérielle se fait facilement dans l'artère brachiale à l'aide d'un sphygmomanomètre. Il s'agit alors d'une méthode de mesure indirecte qui peut se pratiquer à la surface du corps (encart 18.1). L'introduction d'un capteur de pression associé à un cathéter dans la cavité d'une artère permet une mesure directe.

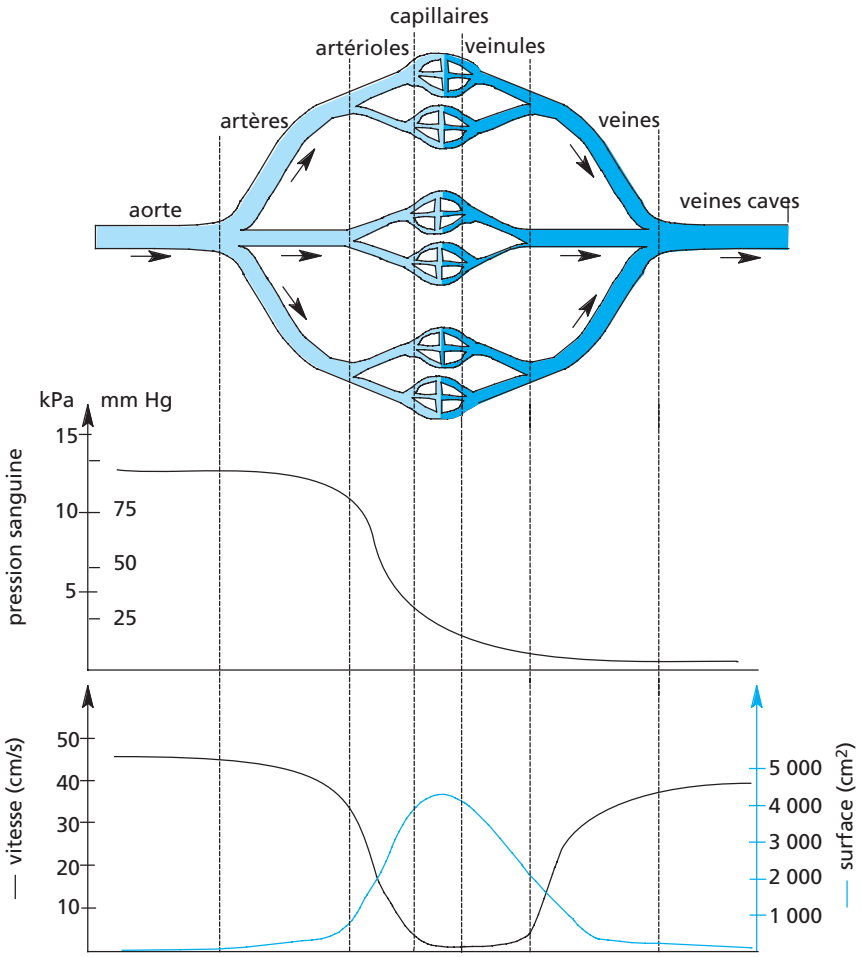


Figure 18.1 Évolution de quelques paramètres dans l'arbre circulatoire.
Conventionnellement, les valeurs de la pression artérielle sont données par référence à la pression atmosphérique.

Sur l'enregistrement de la figure 18.3, on constate que la pression artérielle varie au cours du cycle cardiaque. La pression maximale est atteinte au cours de l'éjection ventriculaire : c'est la **pression artérielle systolique** (PS ≈ 17 kPa ≈ 125 mmHg, dans l'aorte d'un jeune adulte de sexe masculin) ; la pression minimale est atteinte en fin de diastole ventriculaire : c'est la **pression artérielle diastolique** (PD ≈ 9 kPa ≈ 70 mmHg dans l'aorte). La différence entre les pressions artérielles systolique et diastolique constitue la **pression artérielle différentielle** (notée PAD sur la relation 18.1).

$$PAD = PS - PD \tag{18.1}$$

Comme il n'y a pas au cours du temps une mais des valeurs de la pression artérielle, il est utile de définir une pression artérielle moyenne (que nous noterons PAM sur la relation 18.2).

$$PAM = \frac{\int_{t_1}^{t_2} P \cdot dt}{t_2 - t_1} \tag{18.2}$$

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

ENCART 18.1

Mesure de la pression artérielle à l'aide d'un sphygmomanomètre

Chez l'être humain, la pression artérielle peut être mesurée de façon indirecte par un sphygmomanomètre. Cet instrument est constitué d'un brassard inextensible à l'intérieur duquel se trouve un sac gonflable à l'aide d'une poire. Un manomètre permet de mesurer la pression à l'intérieur du sac (PB sur la figure 18.2).

Dans un premier temps, le brassard est gonflé de telle sorte que la pression du sac soit supérieure à la pression artérielle systolique ; la circulation est alors stoppée dans l'artère brachiale, ce qui est confirmé par l'absence de tout bruit perçu à l'aide d'un stéthoscope placé sur l'artère brachiale en aval du brassard.

Le brassard est alors dégonflé progressivement. Quand la pression à l'intérieur du brassard devient juste inférieure à la pression systolique, la circulation reprend de façon discontinue et turbulente dans l'artère brachiale et des bruits intermittents sont perçus grâce au stéthoscope. La pression à laquelle le premier de ces bruits est entendu est égale à la pression systolique (PS sur la figure 18.2).

Au fur et à mesure que la pression diminue à l'intérieur du brassard, le débit sanguin dans l'artère brachiale tend à devenir continu et laminaire ; le bruit perçu dans le stéthoscope d'abord intermittent et de plus en plus fort devient sourd et continu lorsque la pression dans le brassard s'approche de la pression diastolique. La pression dans le brassard à partir de laquelle plus aucun bruit n'est entendu avec le stéthoscope est égale à la pression diastolique (PD sur la figure).

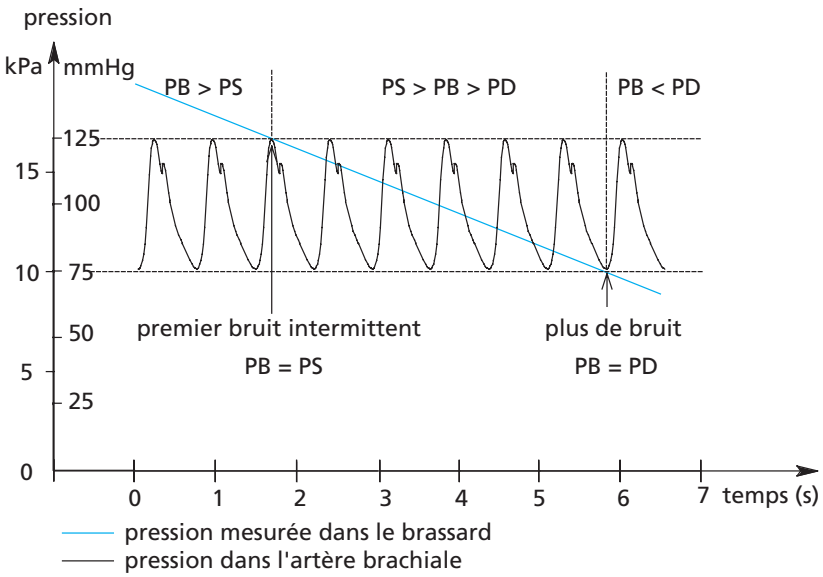


Figure 18.2 Mesure de la pression artérielle à l'aide d'un sphygmomanomètre.

Il ne s'agit pas d'une moyenne arithmétique ; le calcul tient compte de la différence de durée de la diastole et de la systole : la PAM est définie comme étant le rapport de l'aire comprise entre la courbe et l'axe des temps (surface hachurée sur la figure 18.3) sur la durée du cycle cardiaque. Il est souvent plus facile de procéder à un calcul approché en faisant une moyenne pondérée tenant compte des durées relatives de la diastole (2/3 de la période du cycle cardiaque) et de la systole (1/3 de la période). Dans la plupart des cas, on utilise donc la relation (18.3).

$$PAM \approx 2/3\ PD + 1/3\ PS$$
$$PAM \approx PD + 1/3\ (PS - PD)$$
$$PAM \approx PD + 1/3\ PAD \qquad (18.3)$$

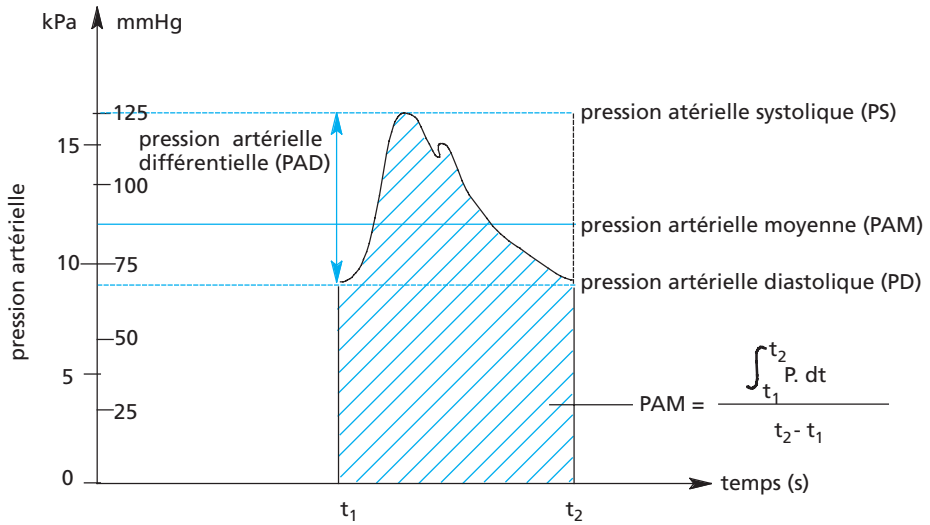


Figure 18.3 Pressions artérielles systolique, diastolique et moyenne.

Le tableau 18.1 récapitule les valeurs de la pression sanguine dans deux grosses artères, l'aorte et l'artère fémorale. On constate que la pression moyenne dans les grosses artères élastiques dépasse 10 kPa. Entre l'aorte et une de ses ramifications comme l'artère fémorale, il existe un **gradient de pression** moyenne qui permet l'écoulement du sang dans l'arbre circulatoire.

TABLEAU 18.1 PRESSIONS SANGUINES DANS DEUX GROSSES ARTÈRES.

	Pression systolique (kPa)	Pression diastolique (kPa)	Pression différentielle (kPa)	Pression moyenne (kPa)
Aorte	17	9	8	11,66
A. fémorale	20	6	14	10,66

➤ Origine de la pression artérielle

Pour comprendre l'origine de la pression artérielle, nous ferons appel à la mécanique des fluides. La loi de Poiseuille (figure 18.4a) donne la relation entre le débit et la pression d'un fluide lors d'un écoulement laminaire à travers un conduit cylindrique. L'application de cette loi à la circulation artérielle systémique (figure 18.4b) conduit à écrire que la pression artérielle moyenne est le produit du débit cardiaque par la résistance des artères à l'écoulement du sang, notée RPT (résistance périphérique totale) (relation (18.4) dont les notations sont explicitées par la figure 18.4b).

Voir « débit cardiaque », chapitre 17, § 17.1.1d

$$PAM = DC.RPT \text{ avec } RPT = 8.\eta.L/\pi.r^4 = k/r^4 \qquad (18.4)$$

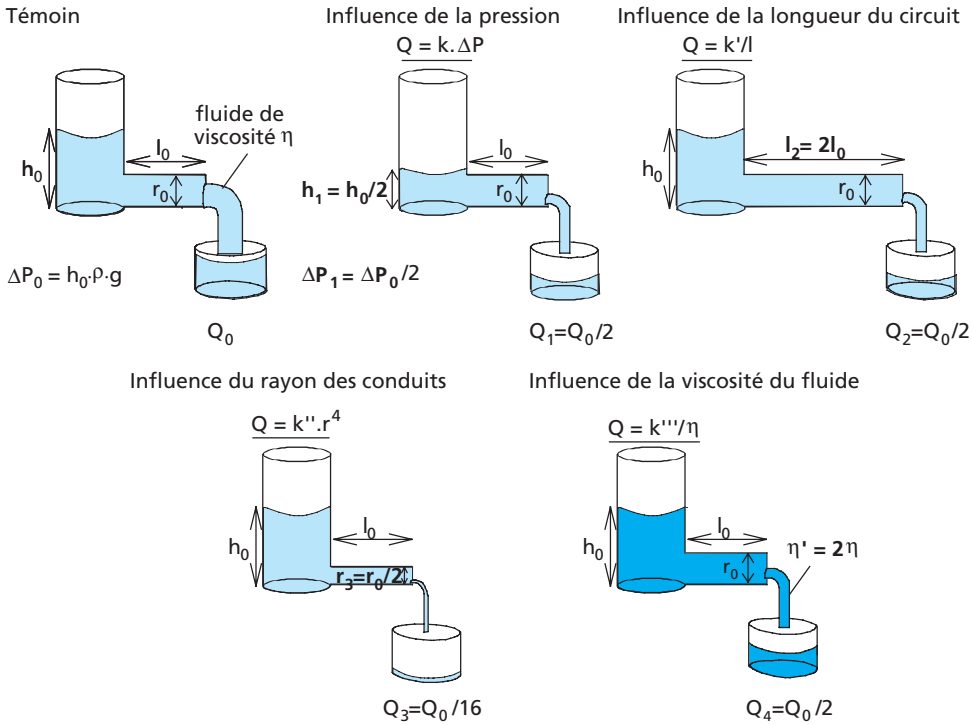
L'analogie avec l'application de la loi d'Ohm à un circuit électrique (figure 18.4c) peut faciliter la compréhension de l'origine de la pression artérielle : le cœur gauche, générateur d'une différence de pression égale à la pression artérielle moyenne (PAM) est l'analogue d'un générateur électrique à l'origine d'une différence de potentiel (U) ; le débit cardiaque (DC) est l'analogue de l'intensité I du courant (débit de charges) ; la résistance périphérique totale à l'écoulement du sang (RPT) est l'analogue de la résistance électrique (R) du circuit.

La relation (18.5) découle des relations (18.4) et (17.2).

$$PAM = FC.VS.RPT \text{ avec } RPT = k/r^4 \qquad (18.5)$$

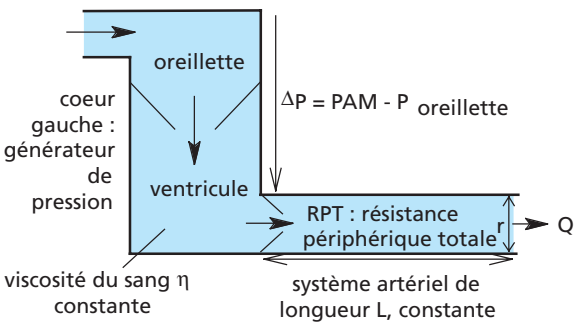
© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

(a) Principe de l'étude expérimentale de l'influence des paramètres d'un écoulement laminaire sur le débit



Loi de Poiseuille : $Q = \pi . \Delta P . r^4 / 8 . \eta . l$

(b) Application à la circulation artérielle



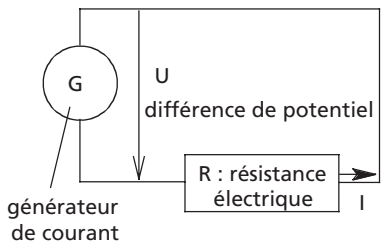
Q est égal au débit cardiaque (DC).
La loi de Poiseuille s'écrit :

$$DC = (PAM - P_{oreillette}) . \pi . r^4 / 8 \eta . L$$

Or $P_{oreillette} << PAM$; d'où :

$$\mathbf{PAM = RPT . DC} \text{ avec } RPT = 8 \eta . L / \pi . r^4 = k / r^4$$

(c) Analogie avec l'application de la loi d'Ohm à un circuit électrique



I, intensité du courant dans le circuit est un débit de charges.
La loi d'Ohm s'écrit :

$$\mathbf{U = R . I}$$

Figure 18.4 La loi de Poiseuille.

(a) L'étude expérimentale montre que le débit Q est divisé par 2 quand la pression ΔP_0 exercée sur le liquide est divisée par 2, ou quand la longueur l_0 du circuit ou la viscosité η du fluide sont doublées. Q est divisé par 2^4 (=16), lorsque le rayon r_0 des conduits est divisé par 2. Ainsi la loi de Poiseuille peut-elle être établie expérimentalement.
(b) illustre comment cette loi peut-être appliquée au système artériel.

Comme dans un organisme donné, la longueur L du système artériel et la viscosité η du sang peuvent être considérées comme des constantes, la pression artérielle systémique moyenne apparaît comme un paramètre représentatif de l'activité de l'ensemble de l'appareil cardiovasculaire : la fréquence cardiaque FC dépend du rythme de dépolarisation des cellules nodales, le volume systolique VS de l'activité mécanique des cardiomyocytes, et la résistance à l'écoulement du sang RPT (fonction inverse de la puissance quatrième du rayon des artères, r) de l'activité mécanique des myocytes lisses des artères.

Concernant la partie de l'appareil circulatoire que nous étudions plus spécifiquement dans ce paragraphe, il est important de relever que le diamètre des grosses artères est à la fois suffisamment élevé pour ne pas gêner l'écoulement du sang, et suffisamment petit pour maintenir une pression sanguine élevée.

➤ Compliance artérielle

La loi de Poiseuille qui s'applique à tout écoulement laminaire dans un conduit cylindrique, ne suffit pas à rendre compte du rôle des grosses artères. En effet, ce ne sont pas des tubes rigides. L'expérience rapportée sur la figure 18.5 montre que le remplacement de l'aorte par un tube en plastique de même résistance périphérique augmente la consommation d'oxygène par le cœur.

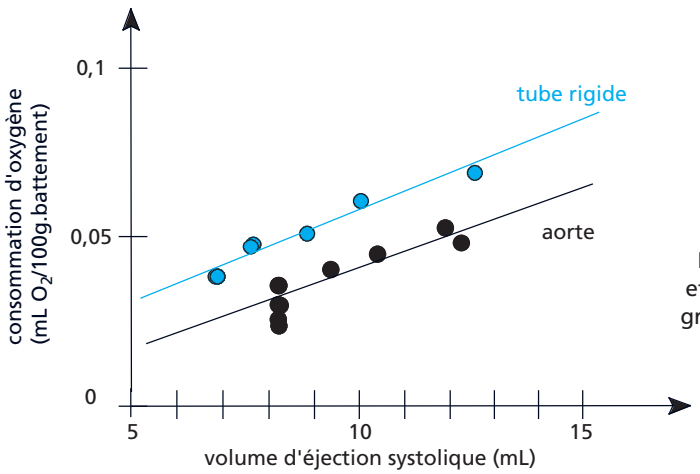


Figure 18.5
Mise en évidence des effets de l'élasticité des grosses artères sur l'activité cardiaque.

La consommation d'oxygène par le myocarde et le volume d'éjection systolique sont mesurés dans deux lots de chiens anesthésiés alors que la distribution du sang vers les artères périphériques se fait à travers l'aorte (points noirs) ou à travers un tube en plastique rigide de même diamètre que l'aorte (points bleus).

En effet, lorsqu'une artère est remplie de sang sous pression, elle se distend. Le degré de cette distension dépend de la pression transmurale (PTM), différence de pression entre l'intérieur et l'extérieur du vaisseau, et de sa **compliance** (notée C), définie par la relation (18.6). ΔV est la variation de volume du vaisseau consécutive à une variation de pression transmurale ΔPTM.

$$C = \Delta V/\Delta PTM \qquad (18.6)$$

La compliance des grosses artères est relativement élevée à cause de la structure de leur média qui confère de l'élasticité à leur paroi. Néanmoins ce paramètre n'est pas constant pour une artère donnée : la compliance diminue quand la pression augmente.

Lors de l'éjection systolique, seul environ un tiers du volume de l'ondée systolique quitte l'aorte vers le reste de l'appareil circulatoire. Les deux tiers qui restent dans l'aorte en distendent les parois qui accumulent de l'énergie élastique (figure 18.6a) ; elles exercent alors sur le sang une force à l'origine de la pression transmurale systolique. Lors de la diastole, les parois élastiques de l'aorte reviennent à leur état de repos et restituent l'énergie accumulée pendant la

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

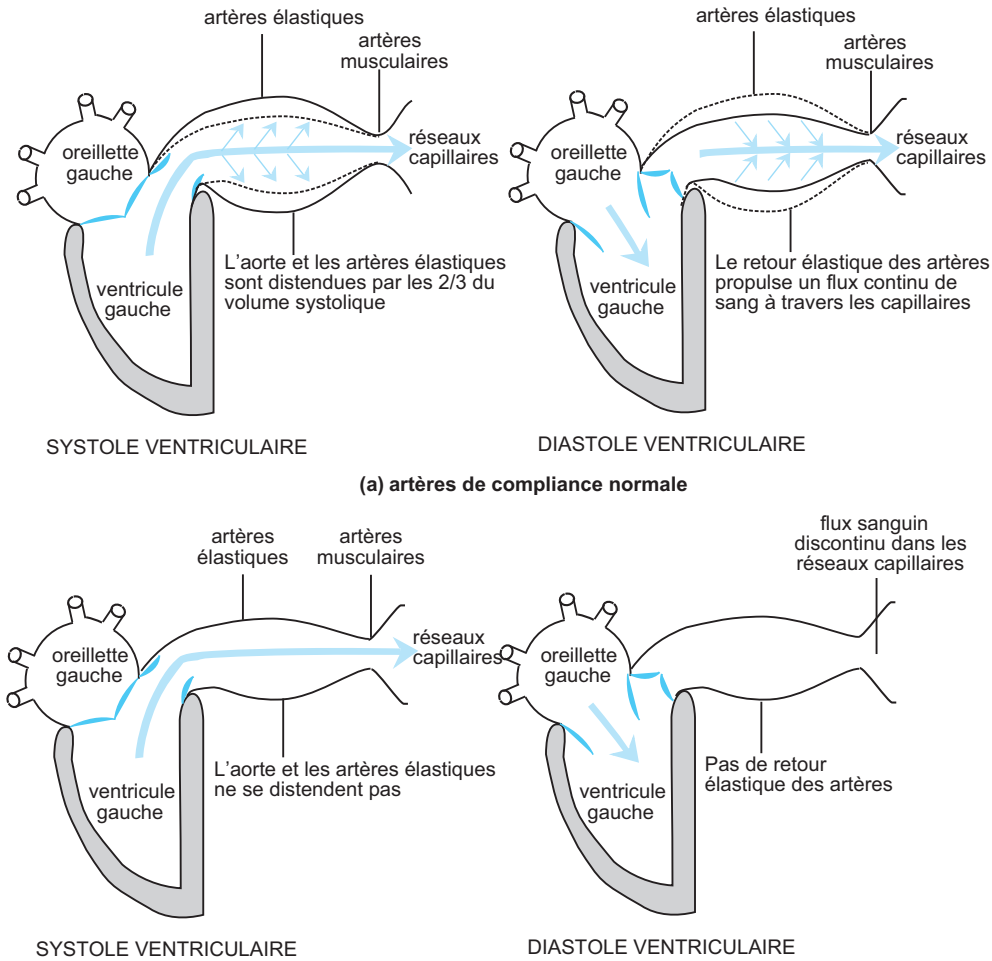


Figure 18.6 La compliance artérielle et la mise en circulation du sang.

systole ; le sang retenu dans l'aorte lors de la systole s'écoule alors vers le reste de l'arbre artériel ; la force de retour élastique exercée par les parois de l'aorte est à l'origine de la pression transmurale diastolique. Contrairement aux forces exercées par le cœur sur le sang, les forces exercées par la paroi des grosses artères sont purement élastiques et ne sont pas liées à un travail métabolique. Si la compliance artérielle est diminuée, comme dans le cas de la figure 18.6b, le cœur doit effectuer un travail supplémentaire pour maintenir le sang sous pression ; c'est ce qui se passe chez les chiens dont l'aorte a été remplacée par un tube rigide.

Le mécanisme décrit ici pour l'aorte se produit pour toutes les grosses artères élastiques. Il peut être ressenti au niveau du cou ou du poignet : lorsqu'on prends le **pouls**, on perçoit l'onde de choc élastique qui se propage le long des parois des artères.

Il est intéressant de remarquer que l'augmentation de diamètre des grosses artères à l'arrivée du flux sanguin est limitée par la présence de fibres de collagène dans la média. Ceci contribue au maintien d'une certaine résistance à l'écoulement. Le collagène augmente aussi la résistance mécanique de la paroi artérielle.

➤ Pression artérielle différentielle

La compliance artérielle contrôle la **pression artérielle différentielle**, différence entre la pression systolique et la pression diastolique. Le tableau 18.1 montre que la pression différentielle est plus élevée dans l'artère fémorale que dans l'aorte. Ce fait peut être généralisé : la pression différentielle augmente quand on progresse dans l'arbre artériel, car la compliance des artères diminue alors. Si la compliance artérielle est diminuée, l'artère se distend moins lors de la systole, la résistance à l'écoulement en est augmentée et par conséquent la pression systolique, d'après la relation (18.4). Lors de la diastole, la force de retour élastique est diminuée et la pression diastolique aussi. Il en résulte une augmentation de la pression artérielle différentielle.

Voir « les coronaropathies », chapitre 17, encart 17.2

Avec l'âge, la proportion de collagène augmente dans la média des artères, ce qui diminue la compliance artérielle. L'**athérosclérose** augmente aussi la pression différentielle ; cependant si le fonctionnement du reste de l'appareil circulatoire reste normal, la pression artérielle moyenne n'est pas modifiée par l'athérosclérose.

➤ Pression artérielle et posture

La pression sanguine dans une artère dépend aussi de la position de l'organisme chez l'homme et les mammifères de grande taille. Comme le montre la figure 18.7, chez un homme en position couchée, tous les organes sont au même niveau que le cœur : la masse sanguine exerce dans les vaisseaux de chaque organe une pression hydrostatique négligeable. Lorsque l'individu se met debout, la pression sanguine dans une artère est la somme algébrique de la pression hémodynamique due à la systole ventriculaire et à la résistance périphérique d'une part et de la pression hydrostatique exercée par la masse sanguine d'autre part. Le poids de la colonne de sang entraîne ainsi une surpression dans les artères de la partie inférieure du corps, et une dépression dans celles de la tête qui tend à diminuer le gradient de pression entre le ventricule gauche et la circulation artérielle céphalique. Comme la compliance des artères est limitée, l'augmentation de la pression transmurale qui survient dans les parties basses du corps en position debout n'entraîne pas de distension des artères. Nous verrons que ce n'est pas le cas pour les veines (§ 18.3.2). Les changements de posture n'entraînent généralement pas de variations importantes de la pression artérielle moyenne et de la répartition du sang dans l'organisme car ils sont immédiatement compensés par des mécanismes dont l'étude sort du cadre du programme.

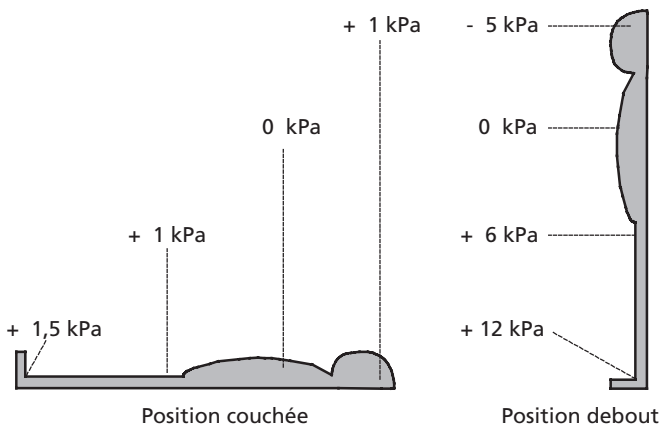


Figure 18.7 Pressions hydrostatiques exercées à l'intérieur des vaisseaux par le poids de la colonne de sang, chez l'homme dans deux positions différentes.

La pression hydrostatique se rajoute (en valeur algébrique) de la même façon à la pression veineuse qu'à la pression artérielle ; elle n'influence donc pas le passage du flux sanguin du système artériel au système veineux. Dans la tête, le déficit de pression hydrostatique diminue d'autant la pression artérielle.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

b) Régularisation du flux sanguin

La figure 18.8 met en évidence une régularisation du flux sanguin au fur et à mesure que l'on progresse dans l'arbre artériel. La vitesse du sang éjecté par le ventricule gauche présente des oscillations de forte amplitude dans l'aorte : le flux sanguin est très pulsé dans les grosses artères. L'amplitude des oscillations est considérablement diminuée dans les artères périphériques, comme l'artère tibiale.

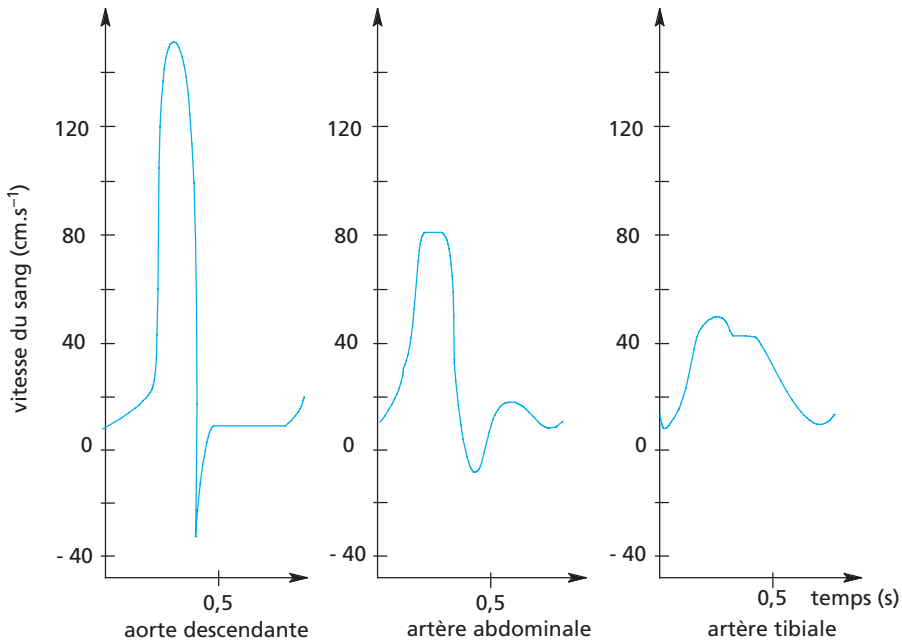


Figure 18.8 Variations des vitesses du flux sanguin au cours d'un cycle cardiaque dans trois grosses artères.
On note un bref reflux du sang dans les grosses artères (vitesses négatives) au début de la diastole.

C'est la compliance artérielle qui est aussi à l'origine de la régularisation du flux sanguin, comme le montre la figure 18.6. La distension de la paroi des artères lors de la systole permet de conserver deux tiers du volume systolique dans l'aorte et de les restituer lors de la diastole. Ce phénomène se répète tout au long de l'arbre artériel. De ce fait, dans les artères les plus éloignées du cœur, comme l'artère tibiale, le sang circule même lors de la diastole. Le flux sanguin dans les capillaires des organes est ainsi continu bien que la systole ne représente que le tiers du cycle cardiaque.

En résumé, les propriétés élastiques des grosses artères leur permettent de jouer un rôle d'auxiliaire de la pompe cardiaque dans le maintien d'une pression sanguine élevée et de régulariser le flux sanguin. Dans les petites ramifications de l'arbre artériel, la pression artérielle différentielle est nulle et l'écoulement sanguin n'est plus pulsatile.

18.1.2 Artères musculaires et artérioles : vasomotricité

Les grosses artères se ramifient à l'intérieur des organes en artères de moyen et de petit calibre. Plus le diamètre est faible, plus la média s'appauvrit en fibres conjonctives élastiques et plus elle s'enrichit en fibres musculaires lisses. Les ramifications ultimes du système artériel sont les artérioles, caractérisées par leur faible diamètre (lumière de diamètre inférieur à 0,3 mm) et

une média presque exclusivement constituée de fibres musculaires circulaires. Nous limiterons notre étude aux propriétés des artérioles, prises comme exemple d'artères riches en fibres musculaires lisses.

a) Mise en évidence de la vasomotricité

Voir TP5, figure TP5.26, cahier couleur p. 13

Sur les préparations microscopiques, l'intima des artérioles a souvent un aspect plissoté, conséquence de la contraction des fibres musculaires de la média qui réduit le diamètre de la lumière. Cet état est qualifié de **vasoconstriction** ; quand les muscles lisses sont contractés au maximum, la lumière de l'artériole est complètement fermée (on parle de **collapsus** dû au fait que l'artère s'affaisse). À l'inverse, lorsque les fibres musculaires sont relâchées, le diamètre de la lumière est augmenté, l'intima n'est pas plissotée : il y a **vasodilatation**. La **vasomotricité** est la propriété principale des artérioles et des artères musculaires.

b) Conséquences de la vasomotricité sur les paramètres circulatoires

➤ Vasomotricité et débit sanguin à travers les organes

La figure 18.9 présente un modèle très simplifié de la circulation artérielle. Le réservoir est l'analogue des grosses artères élastiques qui maintiennent une pression égale à la pression artérielle moyenne PAM. Les artérioles de chaque organe sont représentées par les petits tubes. La pression à la sortie des organes est la pression veineuse PV, que nous négligerons devant PAM. La vasomotricité artériolaire détermine dans chaque organe la résistance à l'écoulement du sang, noté R_{organe}, inversement proportionnelle à la puissance quatrième du rayon des artérioles de cet organe, r_{organe}. Le débit sanguin local à travers un organe, noté $D_{organe,}$ peut être calculé par application de la loi de Poiseuille au système artériel de chaque organe, ce qui conduit à écrire la relation (18.7).

$$D_{organe} = (PAM - PV).r^4_{organe}/k \approx PAM.r^4_{organe}/k \qquad (18.7)$$

Si PAM est considérée comme constante dans l'organisme (figure 18.9a), alors le rayon artériolaire détermine le débit sanguin local à travers chaque organe. Sur la figure 18.9a, le débit de référence correspond à celui de l'organe 1. La vasoconstriction des artérioles d'un organe diminue le débit sanguin à travers cet organe (organes 2 et 5 de la figure 18.9a), la vasodilatation l'augmente (organes 3 et 4 de la figure 18.9a). Il est donc très important de distinguer les débits sanguins locaux à travers chaque organe du débit cardiaque total. Comme les organes sont disposés en parallèle dans la circulation systémique, le débit cardiaque est égal à la somme des débits locaux.

➤ Vasomotricité et pression artérielle systémique

La figure 18.1 montre que la pression sanguine chute considérablement lors de la traversée des artères de petit calibre et des artérioles. L'application de la loi de Poiseuille à cette portion de l'appareil circulatoire (que nous appellerons pour simplifier le segment artériolaire) conduit à écrire la relation (18.8).

$$\Delta P_{artériolaire} = R_{artériolaire}.DC \qquad (18.8)$$

La chute de pression à travers le segment artériolaire $\Delta P_{artériolaire}$ met en évidence sa forte résistance à l'écoulement du sang (notée $R_{artériolaire}$). Les petites artères riches en fibres musculaires et les artérioles constituent le **segment résistif** de la circulation systémique. L'ensemble des résistances opposées dans tous les organes détermine la résistance périphérique totale, notée RPT. La résistance périphérique totale est égale à la somme des résistances des différents segments si ceux-ci sont disposés en série ; elle est égale à l'inverse de la somme des inverses des résistances des différents segments si ceux-ci sont disposés en parallèle (ces relations dérivent de celles établies pour les résistances électriques).

De surcroît, cette résistance est modulable. Sur la figure 18.9b, par exemple, la vasodilatation des artérioles de l'organe 1 entraîne une baise de RPT et une baisse de la pression artérielle moyenne. Là encore, il importe de ne pas confondre la pression artérielle moyenne, pression

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

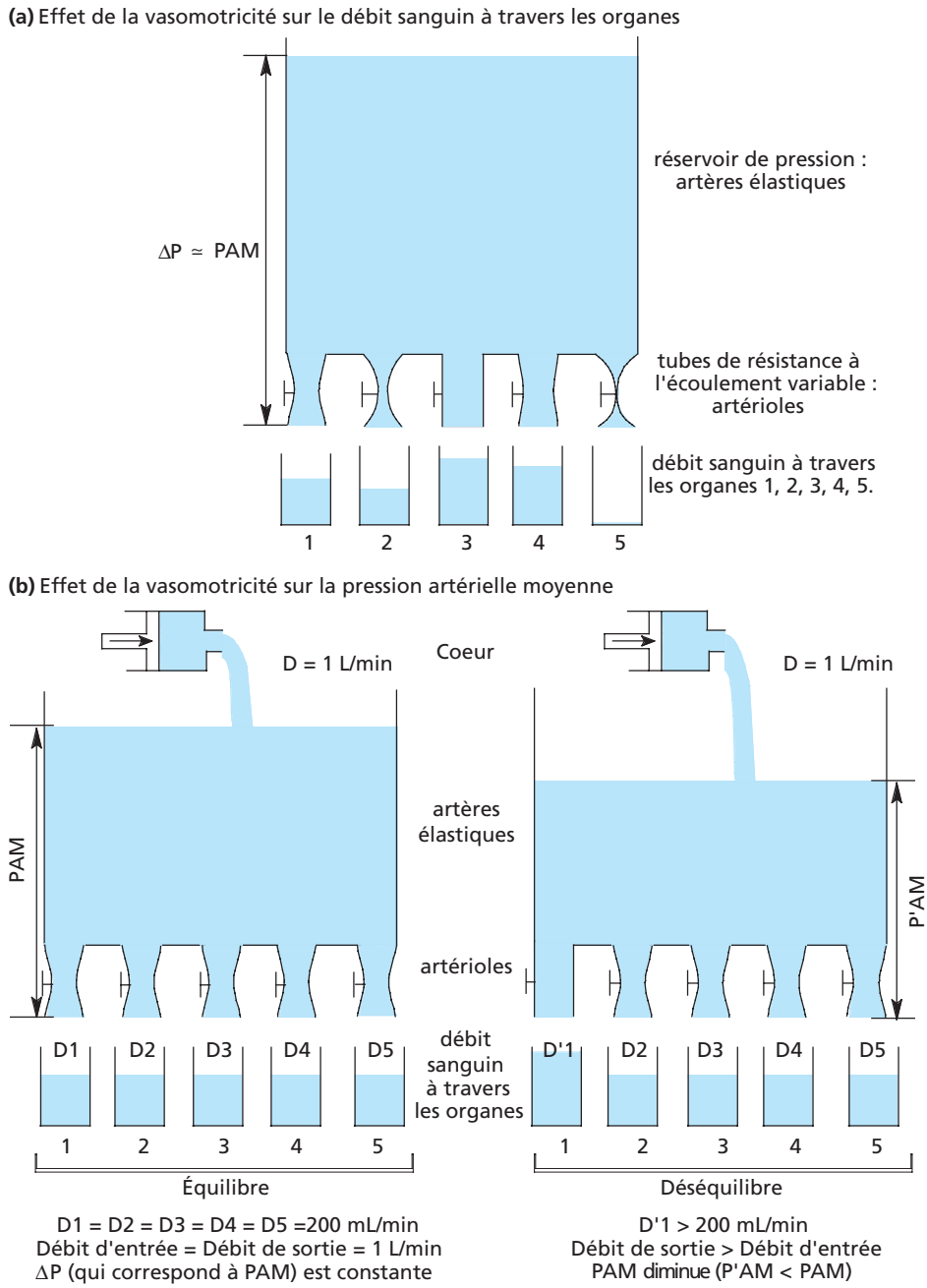


Figure 18.9 Modèle de la circulation artérielle.

En **(a)** la pression artérielle moyenne (PAM) est supposée constante. Le débit local à travers chaque organe dépend du rayon de ses artérioles. L'organe 1 est pris comme référence pour évaluer les variations de débit consécutives aux modifications du diamètre artériolaire. En **(b)** le débit cardiaque est supposé constant. La vasodilatation des artérioles de l'organe 1 entraîne non seulement une augmentation du débit sanguin local à travers l'organe 1, mais aussi une baisse de la pression artérielle moyenne.

sanguine à la sortie du cœur ou dans les grandes artères avec la pression de perfusion d'un organe, pression du sang dans l'organe. La relation (18.4) qui résulte de l'application de la loi de Poiseuille à la circulation artérielle systémique (figure 18.3b) est rappelée ci-dessous.

$$PAM = DC.RPT \text{ avec } RPT = 8.\eta.L/\pi.r^4 = k/r^4 \qquad (18.4)$$

Si le débit cardiaque reste constant, la vasodilatation artériolaire entraîne une augmentation du rayon artériolaire r, une baisse de RPT donc de PAM (comme sur la figure 18.9b) ; au contraire la vasoconstriction artériolaire entraîne une diminution de r, d'où une hausse de la pression artérielle moyenne.

c) Contrôle de la vasomotricité

Les cellules musculaires lisses artériolaires possèdent une activité spontanée qui génère un état de contraction inférieur à la contraction maximale C'est le **tonus myogène vasoconstricteur** dont l'importance varie d'un territoire à un autre : il est très faible dans la peau, plus marqué dans les muscles. Cette activité musculaire de base peut être modulée par des influences nerveuses, hormonales ou paracrines.

➤ Contrôle nerveux

Innervation artériolaire

Voir chapitre 11, § 11.3.4

La plupart des artères et des veines de l'organisme ne sont innervées que par l'orthosympathique. L'organisation est voisine de celle vue pour l'innervation cardiaque (figure 18.10). Les fibres préganglionnaires issues de la moelle épinière font synapse dans les ganglions de la chaîne sympathique paravertébrale. Les fibres postganglionnaires se terminent dans la média des vaisseaux au voisinage des cellules musculaires lisses. La synapse entre une fibre postganglionnaire et un myocyte lisse vasculaire est **noradrénergique**.

La stimulation de l'innervation orthosympathique d'une artériole entraîne une vasoconstriction consécutive à la contraction des cellules lisses de la média. L'innervation orthosympathique a donc un effet **vasoconstricteur**.

La section de l'innervation orthosympathique des artères d'un organe (un muscle, par exemple) entraîne une augmentation du débit sanguin à travers cet organe, consécutive à une vasodilatation. Il existe donc un **tonus orthosympathique vasoconstricteur** (d'origine neurogène celui-là).

Dans les rares cas où elle existe, l'innervation parasympathique a l'effet antagoniste vasodilatateur. Nous nous limiterons dans ce qui suit à l'étude des effets de l'orthosympathique sur les myocytes lisses des vaisseaux.

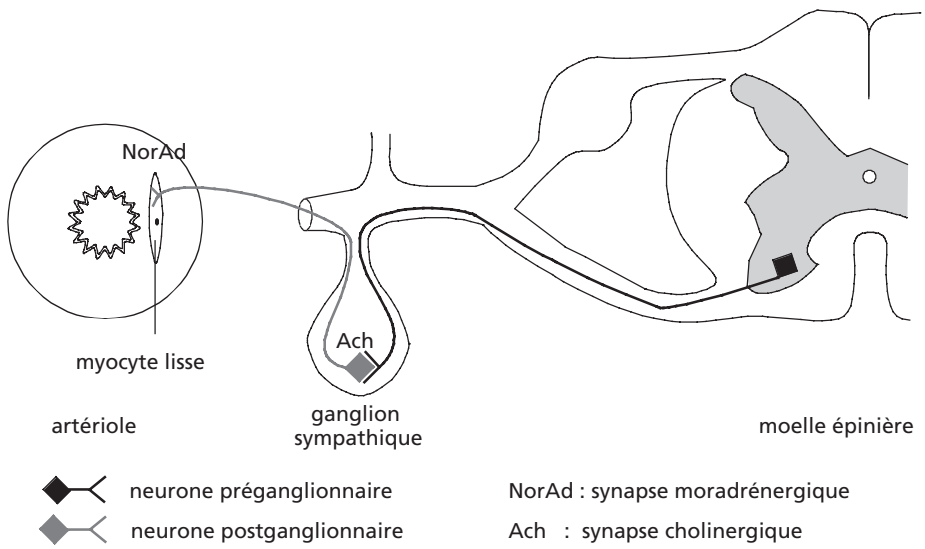


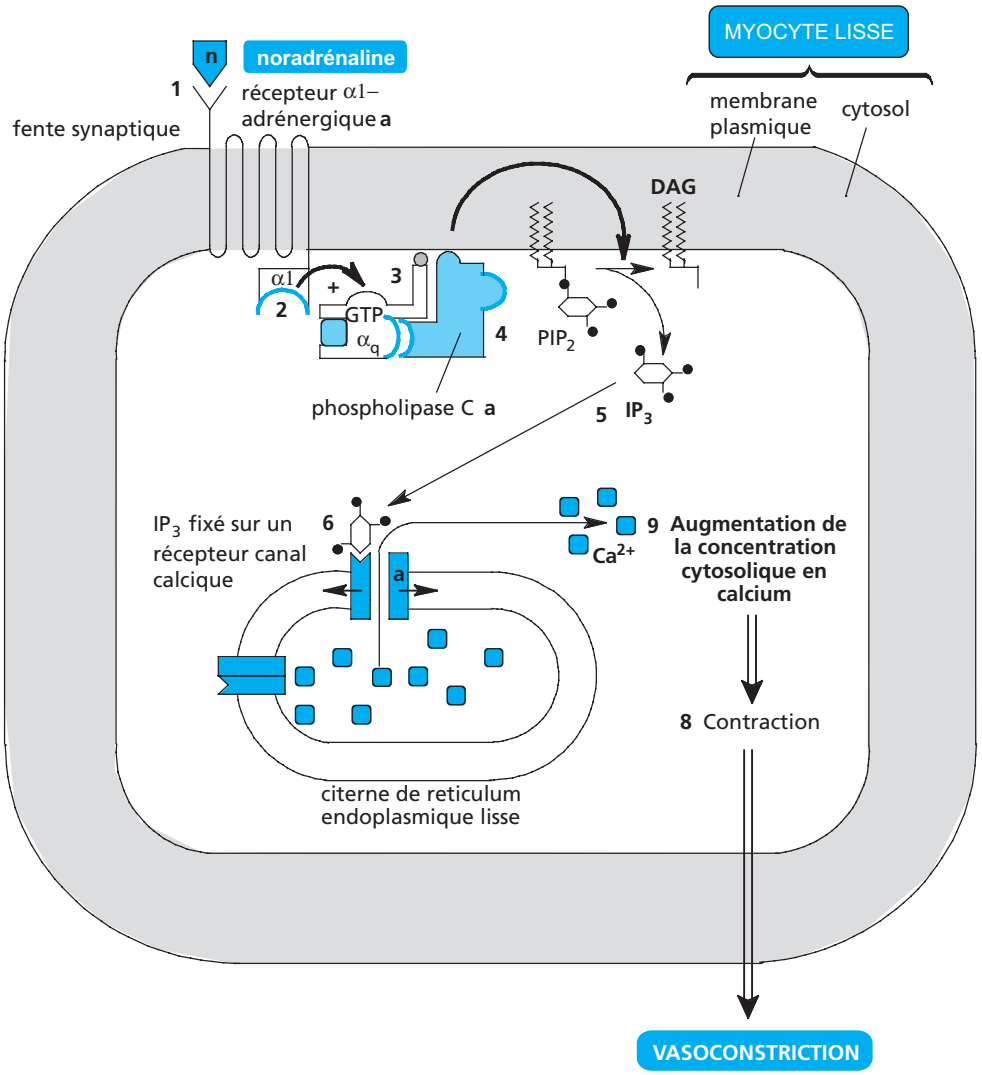
Figure 18.10 Organisation schématique de l'innervation des vaisseaux.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Mécanisme de l'action α–adrénergique de la noradrénaline sur les myocytes lisses de la média artériolaire

L'action de l'innervation orthosympathique des artérioles n'est pas bloquée par le propanolol, comme c'est le cas pour les cardiomyocytes, mais par la phentolamine. Cette substance est un antagoniste α–adrénergique.La transduction du message représenté par la fixation de la noradrénaline sur les récepteurs α–adrénergiques fait intervenir une protéine Gq, interagissant avec une phospholipase membranaire. Par la voie des phosphoinositides, il en résulte une augmentation de la concentration du calcium cytosolique qui active la contraction des myocytes lisses. Le détail du mécanisme est présenté par la figure 18.11.

Voir « agonistes et antagonistes adrénergiques », chapitre 11, encart 11.1



GTP α_q : sous - unité α de la protéine G_q

a désigne les protéines activées

PIP_2 : phosphatidyl inositol bisphophate

IP_3 : inositol trisphosphate

DAG : diacylglycérol

Figure 18.11 Mécanisme d'action de la noradrénaline sur les myocytes lisses de la média artériolaire.

➤ Contrôle hormonal

Diverses hormones contrôlent le degré de constriction artériolaire. Dans le cadre du programme, nous nous limiterons à envisager les effets de l'adrénaline qui est la seule hormone susceptible d'être sécrétée rapidement, par la glande médullosurrénale, au cours d'un exercice musculaire.

Voir « couplage excitation-contraction dans le myocyte lisse», chapitre 14, § 14.3.2

Effets de l'adrénaline fonction de la localisation des artérioles

Les effets de l'adrénaline sur les fibres lisses artériolaires dépendent de la localisation des artérioles et de la concentration de l'hormone au voisinage des cellules cibles.

- Dans la plupart des organes (peau, tube digestif, reins), l'adrénaline a un effet vasoconstricteur, comme la noradrénaline, par le biais de récepteurs α-adrénergiques.
- Dans les artérioles des muscles squelettiques et du cœur (coronaires), l'adrénaline a un effet antagoniste de celui de la noradrénaline et déclenche une relaxation des myocytes lisses entraînant une vasodilatation. En effet, les cellules lisses des artérioles musculaires et coronaires possèdent non seulement des récepteurs α-adrénergiques, mais aussi des récepteurs β-adrénergiques. Or l'adrénaline a une affinité bien plus grande pour les récepteurs β-adrénergiques que pour les récepteurs α-adrénergiques. À faible ou moyenne concentration, c'est l'action β-adrénergique qui prédomine : l'adrénaline déclenche la vasodilatation des artérioles musculaires ; à forte concentration, l'action α-adrénergique est prépondérante (vasoconstriction).

Mécanisme de l'action β-adrénergique de l'adrénaline sur les cellules lisses des artérioles musculaires.

Voir « effet inotrope positif de la noradrénaline », chapitre 17, § 17.22

Bien que l'adrénaline agisse alors sur des récepteurs β_2-adrénergiques (et non β_1-adrénergiques comme sur les cardiomyocytes), le mode d'action cellulaire est voisin de celui vu pour les cardiomyocytes. La fixation de l'hormone sur le récepteur active l'adénylyl-cyclase, par l'intermédiaire d'une protéine Gs. Le détail du mécanisme est représenté par la figure 18.12.

Au cours d'un exercice physique, les cellules lisses des artérioles musculaires intègrent les messages antagonistes apportés d'une part par le neuromédiateur de l'orthosympathique, la noradrénaline, et d'autre part par l'adrénaline, hormone de la glande médullosurrénale. La figure 18.13 illustre un cas où l'intégration aboutit à une vasodilatation.

➤ Contrôle local

La plupart des organes, et plus particulièrement les muscles squelettiques montrent une augmentation de leur débit sanguin lorsqu'ils sont actifs. Cette **hyperémie** est la conséquence d'une vasodilatation artériolaire. Elle se manifeste aussi dans un organe isolé à l'extérieur de l'organisme : elle est donc indépendante de tout contrôle hormonal ou nerveux ; elle est due à des facteurs locaux.

Facteurs métaboliques vasodilatateurs

L'activité métabolique des cellules entraîne des modifications de la composition du liquide interstitiel : diminution de la pression partielle en dioxygène, augmentation de celle du CO_2, diminution du pH, augmentation de la concentration de métabolites comme l'adénosine ou d'ions K^+ sont autant de facteurs diminuant le tonus myogène artériolaire.

Facteurs paracrines endothéliaux

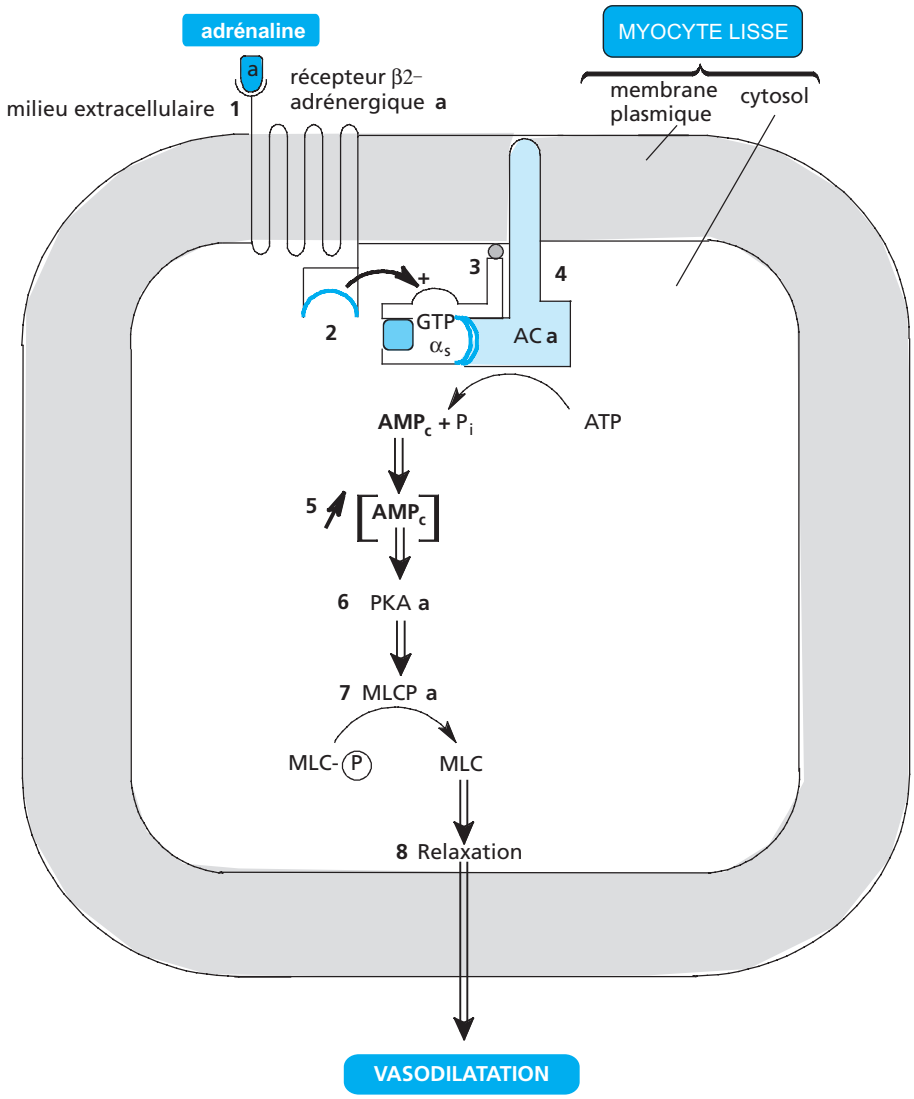
Voir « contrôle de la varomotricité par NO », chapitre 19, § 19.1.1d

Les cellules endothéliales des artérioles produisent diverses substances qui inhibent la contraction des cellules lisses de la média. Le principal de ces facteurs paracrines est l'oxyde nitrique NO, produit à partir de l'arginine. La trinitrine (trinitroglycérine) est un médicament utilisé lors de l'angine de poitrine ou d'un infarctus : administrée au patient, elle est dégradée par une enzyme mitochondriale en NO qui permet une vasodilatation notamment des coronaires.

Ainsi, le diamètre des artérioles d'un territoire de l'organisme dépend de trois types de facteurs :

- l'activité de l'innervation orthosympathique artériolaire ;
- la concentration des hormones vasoactives (comme l'adrénaline) dans le sang irrigant la média ;
- la concentration de facteurs locaux métaboliques et paracrines.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

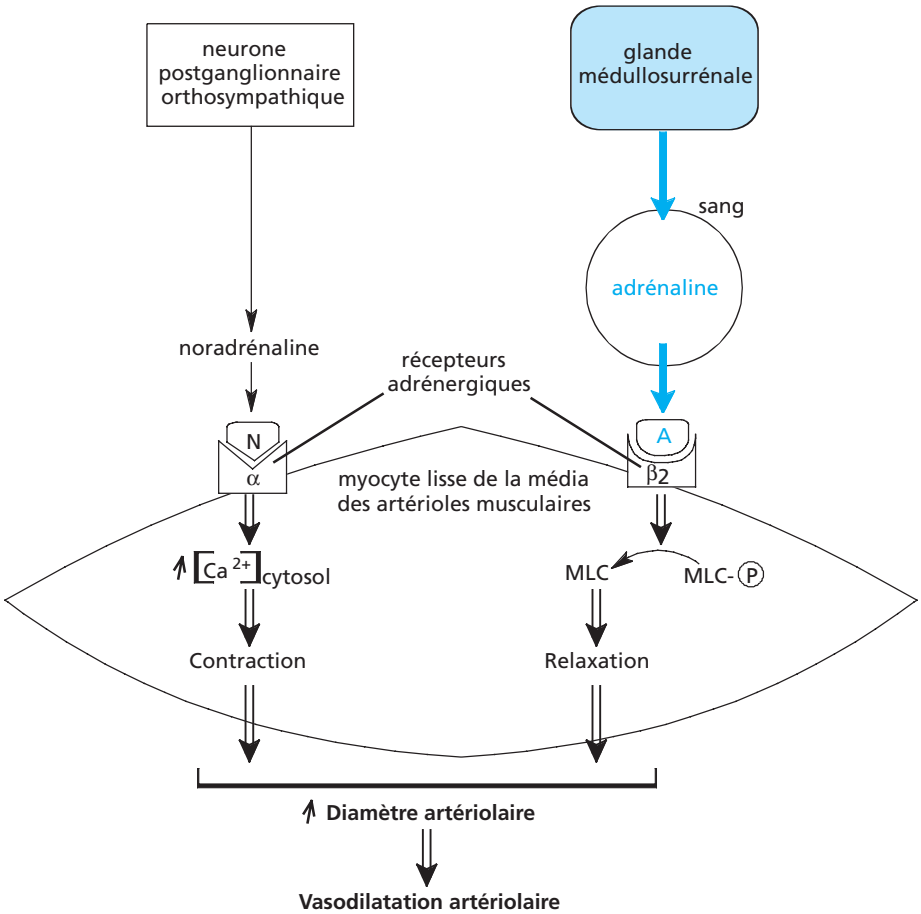


GTP α_s : sous - unité α de la protéine G_s
a désigne les protéines activées
(P) désigne les protéines phosphorylées

AC : adénylyl cyclase
PKA : protéine kinase A
MLCP : phosphatase des chaînes légères de la myosine
MLC : chaînes légères de la myosine

Figure 18.12 Mécanisme d'action de l'adrénaline sur les myocytes lisses des artérioles des muscles squelettiques et du cœur.

Il en résulte un degré de résistance à l'écoulement du sang qui influe à la fois sur le débit sanguin local à l'intérieur de l'organe et sur la pression artérielle systémique. Le chapitre 19 permettra l'étude du détail de ces contrôles dans le cas de quelques situations physiologiques précises.



MLC : chaîne légère de la myosine déphosphorylée inactive

MLC-Ⓟ : chaîne légère de la myosine phosphorylée activée

Figure 18.13 Intégration des messages des catécholamines par les cellules lisses des artérioles musculaires.

En résumé, le système artériel est donc constitué de deux principaux types de vaisseaux, aux propriétés complémentaires :

- d'abord des vaisseaux élastiques de grand diamètre qui emmagasinent la pression systolique pour la restituer en diastole ;
- ensuite des vaisseaux de plus faible diamètre qui contrôlent à la fois la résistance périphérique à l'écoulement du sang et la distribution de celui-ci aux organes ; ce sont de véritables « vannes » qui gèrent la distribution du sang en fonction des besoins des organes.

À la sortie du système artériel, le flux sanguin n'est plus pulsatile et la pression est fortement abaissée. Ceci permet un approvisionnement continu des cellules en dioxygène et en nutriments, sans risque de lésion mécanique de la paroi des capillaires.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

18.2 RÔLE DES CAPILLAIRES

Les capillaires irriguent tous les tissus de l'organisme. Chaque capillaire comprend :

- une extrémité artériolaire par laquelle le sang arrive en provenance du système artériel ;
- une extrémité veineuse par laquelle le sang repart vers le système veineux.

Voir chapitre 16, figure 16.4 pour O_2, figure 16.9 pour CO_2

La différence de composition en gaz du sang artériel et du sang veineux a permis de mettre en évidence l'existence d'échanges entre le sang et les tissus. Ces échanges se déroulent essentiellement au niveau des capillaires.

À un instant donné, 7 % du volume sanguin de l'organisme se trouve dans les capillaires (tableau 18.3). C'est ce faible volume qui remplit la fonction essentielle du sang, celle d'échanger avec le liquide interstitiel qui baigne les cellules. Nous chercherons d'abord la structure des capillaires reliée à la fonction d'échange.

18.2.1 Surface d'échanges entre le sang et le liquide interstitiel

a) Caractéristiques structurales du réseau capillaire

➤ Grande superficie

Voir « histologie des capillaires », TP5, § 5.2.3b

Chez l'être humain adulte, la longueur totale des capillaires est estimée à 40 000 km. Le réseau capillaire est extrêmement ramifié, chaque capillaire ayant une longueur d'environ 1 mm. Leur diamètre intérieur est compris entre 2,5 et 5 µm, ce qui ne laisse passer les hématies que parce que celles-ci sont déformables. La surface interne d'un cylindre de 40 000 km de long et de 5 µm de diamètre est de l'ordre de 600 m^2 (à comparer avec la valeur moyenne de la surface corporelle un peu inférieure à 2 m^2). Le réseau capillaire constitue donc une très vaste surface interne séparant le sang de la lymphe interstitielle qui baigne les organes. Comme ces 40 000 km de capillaires sont disposés en parallèle, la résistance qu'ils opposent à l'écoulement du sang est faible, malgré leur faible diamètre individuel. En effet, s'il y a n capillaires de résistance individuelle égale à Rc, la résistance R de l'ensemble est donnée par la relation (18.9).

$$1/R = n/Rc \Leftrightarrow R = Rc/n \qquad (18.9)$$

➤ Faible épaisseur

La paroi des capillaires comprend une seule assise de cellules endothéliales réunies par une lame basale. L'épaisseur de l'ensemble est inférieure à 1 µm. Entre deux cellules endothéliales existe un espace de quelques nanomètres de large qui peut devenir une interruption de la paroi dans les capillaires fenestrés. La lame basale est elle toujours continue, sauf dans les capillaires sinusoïdes. La faible épaisseur de la paroi capillaire, associée à la grande densité du réseau, réduit la distance entre les cellules et le sang de telle façon que les flux diffusifs se font alors à une vitesse compatible avec les processus vitaux.

La structure de la paroi des capillaires détermine la nature des substances auxquelles ils sont perméables. Les molécules liposolubles (dont les gaz respiratoires) traversent facilement la membrane des cellules endothéliales. Les molécules hydrosolubles et les ions passent par des canaux aqueux membranaires ou par les fentes intercellulaires. Au niveau de ces fentes les plasmalemmes de deux cellules endothéliales adjacentes sont maintenus par des jonctions serrées non étanches au travers desquelles les molécules d'un diamètre inférieur à 6 nm peuvent être entraînées par un écoulement en masse. Celles-ci sont cependant trop étroites pour permettre le passage des molécules de fort poids moléculaire comme les protéines. La perméabilité augmente dans les capillaires fenestrés du rein ou de l'intestin ; les capillaires sinusoïdes du foie sont eux perméables aux protéines comme l'albumine. À l'inverse, à travers les capillaires de l'encéphale, dépourvus de fentes intercellulaires, les solutés ne peuvent gagner ou quitter le liquide interstitiel que par transport transmembranaire.

b) Circulation à faible vitesse

La figure 18.1 montre que la vitesse du sang dans les capillaires est inférieure à 0,1 cm.s^{-1} alors qu'elle est de 50 cm.s^{-1} dans l'aorte. Cette chute de la vitesse du sang est une conséquence de la ramification du réseau capillaire : la section cumulée des capillaires est égale à 800 fois celle de l'aorte. Or la vitesse v de l'écoulement d'un fluide dans un tube dépend de son débit D et de l'aire A de la section du tube, suivant la relation (18.10).

$$v = Q/A \qquad (18.10)$$

La baisse de la vitesse de la circulation capillaire est donc une conséquence directe de l'augmentation de l'aire cumulée des sections de l'appareil circulatoire à ce niveau. Ce ralentissement est favorable aux échanges transcapillaires, qui disposent ainsi de davantage de temps pour se dérouler. De plus le calibre inférieur au diamètre d'une hématie freine leur progression, accentue le contact de leur membrane avec la paroi du capillaire, ce qui constitue autant de facteurs favorables aux échanges.

c) Circulation modulable

Voir « la microcirculation dans les muscles », figure 15.7

Voir « Réponses cardiovasculaires lors d'un exercice », chapitre 19, § 19.1.1a

Voir « la microcirculation », chapitre 15, § 15.4.2b

À un moment donné seul le tiers des lits capillaires est perfusé. Le débit sanguin dans un lit capillaire est contrôlé par le degré de constriction des artérioles situées en amont (§ 18.1.2.b). Il existe aussi à la limite d'une artériole et d'un réseau de capillaires, un anneau de muscles lisses, ou **sphincter** précapillaire, dont l'état de contraction dépend de facteurs locaux. Dans un muscle inactif, les capillaires ne sont pas fonctionnels. Dans un muscle en activité, les sphincters précapillaires sont relâchés, et les artérioles dilatées, ce qui peut multiplier par 20 le débit sanguin local ; le débit local est en contrepartie diminué dans d'autres organes. Ce mécanisme de redistribution du sang au sein de l'organisme minimise le travail du cœur en limitant la masse sanguine à mettre en mouvement.

Les capillaires systémiques présentent donc les caractéristiques d'une surface d'échanges : vaste superficie, faible épaisseur séparant deux milieux, capacité à s'adapter aux variations de l'activité des cellules. La figure 18.14 résume l'organisation fonctionnelle de la microcirculation dans un muscle.

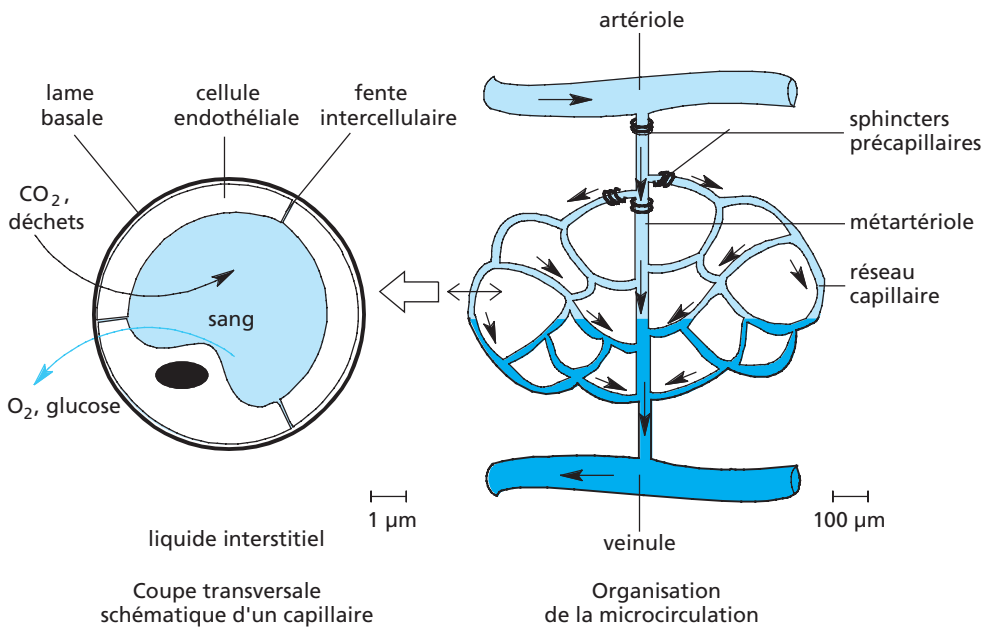


Figure 18.14 Schéma fonctionnel de la microcirculation dans un muscle.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

18.2.2 Mécanismes des échanges transcapillaires

Voir « Transport des gaz respiratoires par le sang», chapitre 16

La paroi des capillaires sépare deux **liquides** de l'organisme (encore appelés compartiments liquidiens) : le plasma, d'une part, dans lequel baignent les cellules sanguines, la lymphe interstitielle, d'autre part, qui baigne les autres cellules de l'organisme. Ces deux liquides peuvent être assimilés à des solutions aqueuses ; ils échangent donc de l'eau et des solutés. Les hématies en suspension dans le plasma participent aussi aux échanges des gaz respiratoires.

a) Recherche de facteurs agissant sur ces échanges

Chez l'humain, l'étude de situations pathologiques dans lesquelles les échanges capillaires sont modifiés peut contribuer à mettre en évidence les facteurs dont ils dépendent. Lors d'un **œdème**, par exemple, on note un gonflement d'une région du corps, consécutif à une augmentation du volume du liquide interstitiel : il y a ainsi un excès d'eau dans le compartiment interstitiel. Ce symptôme associé à des pathologies variées, peut avoir, entre autres, deux causes différentes :

- une modification des paramètres circulatoires : c'est le cas de l'œdème associé à la prise de médicaments vasodilatateurs ; ceux-ci, en augmentant le diamètre artériolaire, augmentent le débit sanguin dans un organe et par conséquent la pression sanguine dans les capillaires de cet organe ;
- une modification de la composition du plasma, telle que la baisse de la concentration en protéines plasmatiques associée au kwashiorkor, syndrome de dénutrition infantile dû à une carence protéique.

En résumé, au moins deux types de facteurs influent sur les échanges capillaires : la pression sanguine dans le capillaire et la teneur en protéines du plasma.

b) Échanges d'eau suivant un gradient de potentiel hydrique

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.2b

L'étude des mécanismes des échanges d'eau en première année a montré que l'eau migre toujours dans le sens des potentiels hydriques décroissants. De façon simplifiée, le potentiel hydrique ψ d'une solution biologique S est égal à la somme algébrique de son potentiel osmotique ψ_s (opposé de la pression osmotique π, donc dépendant de la composition de la solution) et de sa pression hydrostatique P_s.

➤ Compartiments liquidiens concernés

Le tableau 18.2 permet de comparer la composition des deux compartiments séparés par la paroi capillaire. Ce sont deux **liquides extracellulaires**, de composition voisine ; ils constituent **le milieu intérieur** de l'organisme. Cette notion définie par le physiologiste Claude Bernard en 1878, oppose le « milieu intérieur » dans lequel baignent les cellules, et le « milieu extérieur » dans lequel vit l'organisme animal. Le milieu intérieur ne comprend donc pas le milieu intracellulaire.

Deux différences essentielles existent entre ces liquides :

- le plasma contient des protéines (70 g/L) alors que la lymphe interstitielle n'en contient pas. La pression osmotique du plasma (π_{plasma}) est de ce fait plus élevée que celle du liquide interstitiel ($\pi_{interstitiel}$) ; la relation (18.11) définit la **pression oncotique (P_o)** comme la différence entre les pressions osmotiques des deux liquides ;

$$P_o = \pi_{plasma} - \pi_{interstitiel} \qquad (18.11)$$

- le plasma circule sous pression ; sa pression P_{plasma} est égale à la pression hémodynamique dans le capillaire, qui sera notée P_H. Le liquide interstitiel n'est pas endigué dans des vaisseaux et la pression hydrostatique $P_{interstitiel}$ exercée par les cellules est quasi-nulle.

Il est important de remarquer que ces différences entre plasma et liquide interstitiel correspondent aux facteurs modifiés dans les cas d'œdème cités au paragraphe précédent.

➤ Évolution du gradient de potentiel hydrique le long d'un capillaire

Le potentiel hydrique de chaque liquide extracellulaire est donné par la relation (18.12).

$$\psi = P - \pi \qquad (18.12)$$

TABLEAU 18.2 COMPOSITION DU PLASMA ET DE LA LYMPHE INTERSTITIELLE.

		Plasma		Lymphe interstitielle	
		mEq/L	mOsm/L	mEq/L	mOsm/L
Cations	Na^+	141	141	137	137
	K^+	6	6	4	4
	Ca^{2+}	5	2,5	3,6	1,8
	Mg^{2+}	3	1,5	2,4	1,2
	TOTAL CATIONS	**155**	**151**	**147**	**144**
Anions	Cl^-	103	103	109	109
	HCO_3^-	27	27	29	29
	SO_4^{2-}	6	3	6	3
	Phosphates inorganiques	2	1	2	1
	Protéines	17	1	0	0
	TOTAL ANIONS	**155**	**135**	**146**	**142**
Solutés non chargés	Glucose		5		5
	Urée		5		5
	Autres		5		5
	TOTAL GÉNÉRAL		**301**		**301**

La relation (18.13) permet alors de calculer le gradient de potentiel hydrique $\Delta\psi$ entre le plasma et la lymphe interstitielle.

$$\Delta\psi = \psi_{plasma} - \psi_{interstitiel} = (P_{plasma} - \pi_{plasma}) - (P_{interstitiel} - \pi_{interstitiel}) \quad (18.13)$$

En négligeant la pression du liquide interstitiel devant la pression sanguine, la relation (18.13) devient (18.14).

$$\Delta\psi = P_H - P_O \quad (18.14)$$

La pression oncotique P_o ne dépend que de la composition protéique du plasma ; elle est donc constante le long d'un capillaire et vaut 3 kPa. La pression hémodynamique P_H diminue quant à elle, de l'extrémité artériolaire (4 kPa) vers l'extrémité veineuse (2 kPa). La figure 18.15 montre que le signe du gradient de potentiel hydrique n'est pas le même à l'extrémité artériolaire ($\Delta\psi$ positif) et à l'extrémité veineuse ($\Delta\psi$ négatif).

➤ Conséquence : double flux hydrique

À l'extrémité artériolaire, l'eau diffuse du plasma vers le liquide interstitiel : il y a **filtration** ; à l'extrémité veineuse, l'eau repasse en sens inverse, du compartiment interstitiel vers le plasma : il y a **réabsorption**. Ce double flux hydrique permet un renouvellement du compartiment interstitiel. Quelque 10 % du volume filtré à l'extrémité artériolaire n'est pas réabsorbé à

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

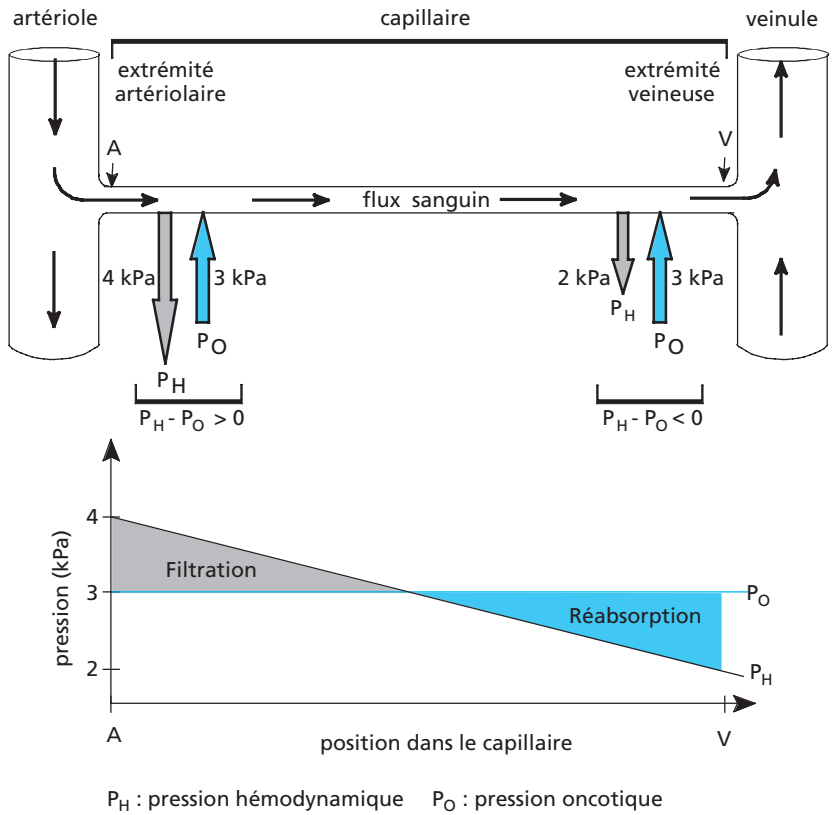


Figure 18.15 Mécanismes des échanges hydriques transcapillaires.

l'extrémité veineuse, ce qui représente environ 4 L par 24 h. Dans les conditions normales, le volume du compartiment interstitiel ne change pas, car ce liquide alimente la lymphe circulante, endiguée dans les vaisseaux lymphatiques, qui rejoint la circulation veineuse peu avant le retour à l'oreillette droite. Le milieu intérieur regroupe donc les trois compartiments extracellulaires associés dans ces échanges hydriques : le plasma, la lymphe interstitielle et la lymphe circulante.

c) Échanges des substances autres que l'eau

Deux mécanismes principaux permettent aux molécules autres que l'eau de traverser la paroi des capillaires.

➤ Entraînement en masse : convection

L'eau, dont nous venons d'étudier les mécanismes de diffusion, entraîne avec elle les solutés auxquels la paroi capillaire est perméable. Lors de cet entraînement en masse, encore appelé **convection**, la paroi capillaire se comporte comme un filtre poreux : elle ne retient que les protéines. Le liquide interstitiel est un ultrafiltrat du plasma. Ce mécanisme permet de former la lymphe interstitielle et de la recycler, constituant ainsi une interface aqueuse entre le sang et les cellules. Mais il n'est pas spécifique et ne permet pas d'expliquer que pour certaines molécules comme le glucose le flux net se fasse du plasma vers le liquide interstitiel, alors que pour d'autres, comme l'acide lactique, le flux net se fasse en sens inverse.

➤ Diffusion suivant des gradients physico-chimiques

Lorsque le sang traverse les capillaires à faible vitesse, des échanges par diffusion se produisent entre le plasma et le liquide interstitiel. Ils ne mettent plus en cause un ensemble de substances comme dans la convection mais s'appliquent à chaque substance considérée isolément. Dans tous les capillaires (sauf ceux de l'encéphale pour lesquels la diffusion est inexistante), l'entraînement en masse est négligeable devant les flux diffusifs. La loi de Fick exprime le flux diffusif F d'une substance d'un compartiment (le plasma, par exemple) vers un autre (le liquide interstitiel) suivant la relation (18.15).

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.2.2c

$$F = -D.S.\Delta C/e \qquad (18.15)$$

D est un coefficient de diffusion, propre à chaque substance pour une interface donnée. La différence ΔC des concentrations de chaque substance, entre plasma et liquide interstitiel est entretenue par la circulation sanguine et par les prélèvements et rejets constants réalisés par les cellules. Comme pour les surfaces respiratoires ou la surface racinaire, les caractéristiques structurales de la paroi capillaire (§ 18.2.1a) maximalisent le flux diffusif, proportionnel à la surface S des échanges et inversement proportionnel à l'épaisseur e de la barrière de diffusion.

Voir d'autres exemples de surfaces d'échange, chapitre 2 « surfaces respiratoires », chapitre 3, § 3.1 « surface racinaire »

Puisque les échanges sont essentiellement diffusifs, les capillaires constituent une surface d'échanges relativement peu sélective entre le plasma et le liquide interstitiel. Les mécanismes sélectifs de la perméabilité membranaire interviennent lors des échanges entre les cellules et le liquide interstitiel d'une part, lors des échanges entre le milieu intérieur et le milieu extérieur d'autre part. L'endothélium capillaire joue un autre rôle qui sera développé au chapitre 19. Il émet des facteurs paracrines (comme l'oxyde nitrique NO) contrôlant l'état de contraction des muscles lisses des artérioles (chapitre 19, § 19.1.1d).

Voir « contrôle de la vasomotricité par NO », chapitre 19, figure 19.6

Le sang qui a traversé les réseaux capillaires s'écoule dans les veinules. Les échanges entre le plasma et le liquide interstitiel peuvent se poursuivre un peu à ce niveau de l'arbre circulatoire. Le sang a alors perdu l'essentiel de la pression d'éjection systolique (figure 18.1). Comment le système veineux assure-t-il son retour vers le cœur ?

18.3 RÔLE DU SYSTÈME VEINEUX

Voir « histologie des veines », TP5 § 5.2.3f

L'étude histologique nous a montré que les veines se distinguent des artères par une média peu épaisse par rapport à l'adventice, un diamètre interne proche du diamètre externe. La lumière d'une veine a tendance à s'aplatir lorsque celle-ci est vide de sang : la **flaccidité** est une propriété commune à toutes les veines.

18.3.1 Réservoirs de volume

a) Mise en évidence

L'examen du tableau 18.3 montre qu'à un instant donné le système veineux contient plus de la moitié du volume sanguin ; la figure 18.1 précise que celui-ci circule alors sous une faible pression (environ 1 kPa).

TABLEAU 18.3 VOLUME SANGUIN DANS LES DIFFÉRENTS SEGMENTS DE L'ARBRE CIRCULATOIRE (EN % DU VOLUME SANGUIN TOTAL).

Segment	Volume
Circulation pulmonaire	12
Cœur	9
Artères systémiques	11
Capillaires systémiques	7
Veines systémiques	61

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

b) Caractéristiques structurales liées à cette fonction

La média des veines est riche en fibres d'élastine. L'élasticité qui en résulte associée à la flaccidité des veines fait du système veineux un système à très forte compliance, 20 fois supérieure à celle du système artériel (§ 18.1.1a). Cela signifie qu'une même variation de volume entraîne une variation de pression vingt fois plus faible dans le système veineux que dans le système artériel. Le système veineux est qualifié de réservoir de volume parce qu'il peut absorber les variations du volume sanguin dans un organe, sans conséquence sur la pression sanguine, jouant alors le rôle d'un vase d'expansion : au repos, la moitié du volume sanguin circule lentement dans les veinules et les petites veines.

18.3.2 Retour du sang au cœur

Le retour du sang à l'oreillette droite est assuré par le gradient de pression sanguine. La pression veineuse est faible (environ 1 kPa) et la pression diastolique dans l'oreillette droite est quasi nulle. Cependant, il faut aussi tenir compte du fait qu'une partie du retour veineux s'effectue contre la pesanteur. La figure 18.7 montre qu'en position debout, la pression exercée par le poids de la colonne de sang dans les vaisseaux des membres inférieurs peut dépasser 10 kPa. Cette pression de pesanteur s'oppose au retour veineux. Différents mécanismes contribuent à la vaincre.

a) Faible résistance à l'écoulement du sang

La paroi des veines est relativement mince par rapport à leur diamètre interne ; elle est également riche en fibres élastiques. Ces deux caractéristiques structurales font que le système veineux oppose une faible résistance à l'écoulement du sang, ce qui rend possible le retour veineux avec un faible gradient de pression sanguine.

b) Pression veineuse hémodynamique

La pression du sang dans les veines n'est pas seulement le reliquat de la pression due à la systole ventriculaire. Les propriétés de la paroi des veines contrôlent la pression du sang qui y circule par un double mécanisme qui retentit sur le remplissage des cavités cardiaques.

➤ Veinomotricité

Voir « les réponses cardiovasculaires lors d'un exercice », chapitre 19, § 19.1.1a

La média des veines contient, certes en moindre proportion que dans les artères musculaires, des cellules musculaires lisses, innervées par des terminaisons orthosympathiques. L'activation orthosympathique déclenche une veinoconstriction, qui augmente la pression veineuse, ce qui favorise le retour du sang dans l'oreillette droite. Ce mécanisme est mis en jeu lors d'un exercice physique.

➤ Transmission de forces extérieures à travers une paroi mince

Les parois veineuses, minces, peuvent aussi transmettre au sang des pressions exercées par les tissus qu'elles traversent. Deux mécanismes contribuent ainsi au retour veineux :

- La contraction des muscles squelettiques des membres inférieurs, lorsqu'on passe de la station debout immobile à la marche, permet de réaliser une vidange intermittente des veines. Ainsi, les colonnes de sang sont périodiquement interrompues et la surpression due à la masse de sang est divisée par 5. Ceci explique pourquoi il est plus pénible de rester debout sans bouger que de marcher.
- Lors de l'inspiration, l'augmentation du volume thoracique due à la contraction des muscles respiratoires a une double conséquence : elle comprime l'abdomen, ce qui augmente la pression dans les veines abdominales et elle diminue la pression thoracique, ce qui abaisse la pression dans l'oreillette droite ; le gradient de pression entre les veines périphériques et l'oreillette droite est ainsi augmenté lors de l'inspiration.

c) Valvules antireflux

Les deux pompes intermittentes qui viennent d'être étudiées, la pompe musculaire et la pompe respiratoire, renforcent l'action de pompe aspirante exercée par le cœur, lors du passage de la systole à la diastole. Ces mécanismes seraient sans effet sur le retour veineux sans l'existence

de replis de l'endothélium veineux formant des poches dont la concavité est tournée vers le cœur. Ces valvules empêchent le reflux du sang (figure 18.16). Le mauvais fonctionnement de ces valvules est à l'origine de l'insuffisance veineuse (encart 18.2).

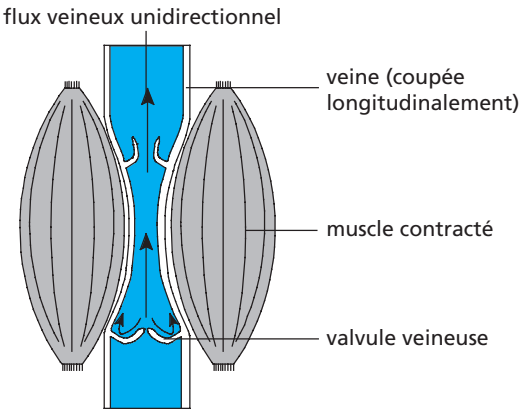


Figure 18.16 Mécanismes du retour veineux.

ENCART 18.2

L'insuffisance veineuse

Lorsque les valvules des veines sont lésées, elles ne s'opposent plus au reflux du sang veineux. Les veines touchées se dilatent et deviennent sinueuses, formant des varices. Celles-ci se produisent tout particulièrement dans les veines superficielles des membres inférieurs. La pompe auxiliaire du retour veineux que constitue la contraction des muscles devient moins efficace, puisque lorsqu'un muscle se contracte, le sang des veines qui le traversent progresse alors aussi bien vers le cœur qu'à contre-courant. La vidange intermittente du système veineux des membres inférieurs ne se fait plus. La masse sanguine exerce en permanence une surpression pouvant atteindre 10 kPa. La pression sanguine dans les capillaires des chevilles et des pieds est alors excessive, ce qui provoque un œdème de cette partie du corps. Les veines variqueuses peuvent être détruites par injection d'un produit sclérosant ou retirées chirurgicalement. Le retour veineux s'effectue alors par les veines plus profondes des membres inférieurs.

En résumé, le système veineux présente des caractéristiques complémentaires du système artériel : une forte compliance et une faible résistance à l'écoulement du sang. La vasomotricité du système veineux contrôle les conditions du retour du sang au cœur alors que la vasomotricité des artères musculaires contrôle les conditions d'irrigation des tissus. Les différents tronçons de l'appareil circulatoire illustrent bien la notion de coopération entre organes pour la réalisation d'une fonction, ici la mise en mouvement, ou convection du sang.

RÉVISER

L'essentiel

Les mammifères présentent une double circulation. Dans la circulation systémique, ou grande circulation, le système artériel conduit le sang aux organes, le réseau capillaire se ramifie au voisinage des cellules, le système veineux ramène le sang au cœur. Le système artériel comprend deux grandes parties. Les grosses artères élastiques régularisent le débit cardiaque pulsatile et emmagasinent l'énergie de la systole ventriculaire pour la restituer à la diastole ; ce sont des réservoirs de pression. Les artères musculaires et les artérioles constituent un

Mots-clés

- adrénaline
- artère
- artériole
- capillaire
- compliance
- convection
- débit sanguin
- diffusion

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

RÉVISER

L'essentiel (suite)

circuit de forte résistance à l'écoulement du sang ; leur diamètre détermine la résistance périphérique totale à laquelle la pression artérielle moyenne est proportionnelle. La caractéristique principale de ces artères est leur vasomotricité ; la contraction tonique des myocytes lisses de leur média peut être modulée, en fonction des conditions physiologiques, par voie nerveuse, hormonale ou paracrine. L'innervation des artérioles est presque exclusivement orthosympathique ; l'activation orthosympathique déclenche une vasoconstriction par fixation de la noradrénaline sur des récepteurs α-adrénergiques. L'adrénaline, sécrétée rapidement au cours d'un exercice physique, a le même effet que la stimulation orthosympathique, sauf sur les artérioles des muscles squelettiques et du cœur, où elle déclenche une vasodilatation, en activant des récepteurs β-adrénergiques. Le principal facteur paracrine vasoactif est l'oxyde nitrique (NO) produit par les cellules endothéliales.

Le réseau capillaire constitue une vaste surface d'échanges entre le plasma et le liquide interstitiel. La vitesse de circulation du sang y est réduite, par suite de l'augmentation de la surface cumulée des sections. La résistance à l'écoulement du sang est faible, malgré le faible diamètre des capillaires, car ils sont disposés en parallèle dans l'appareil circulatoire. Les échanges transcapillaires se font essentiellement par diffusion. Les flux d'eau, proportionnels au gradient de potentiel hydrique, sont de sens contraire au pôle artériolaire (filtration vers le liquide interstitiel) et au pôle veineux (réabsorption vers le plasma) ; il s'ensuit un renouvellement du compartiment interstitiel. Le flux d'eau entraîne en masse un flux de solutés (convection), mais l'essentiel des échanges de substances dissoutes et de gaz se fait par diffusion suivant les gradients électrochimiques respectifs.

Les veines constituent un système de forte compliance et de faible résistance à l'écoulement du sang : ce sont des réservoirs de volume. La veinomotricité contrôle la pression veineuse et par là même les conditions de remplissage du cœur. Le faible gradient de pression sanguine entre les veines et l'oreillette droite suffit à assurer le retour du sang, malgré la pesanteur, grâce aux valvules anti-reflux et aux forces exercées par les muscles des membres inférieurs et de l'abdomen qui renforcent l'effet de pompe aspirante du cœur.

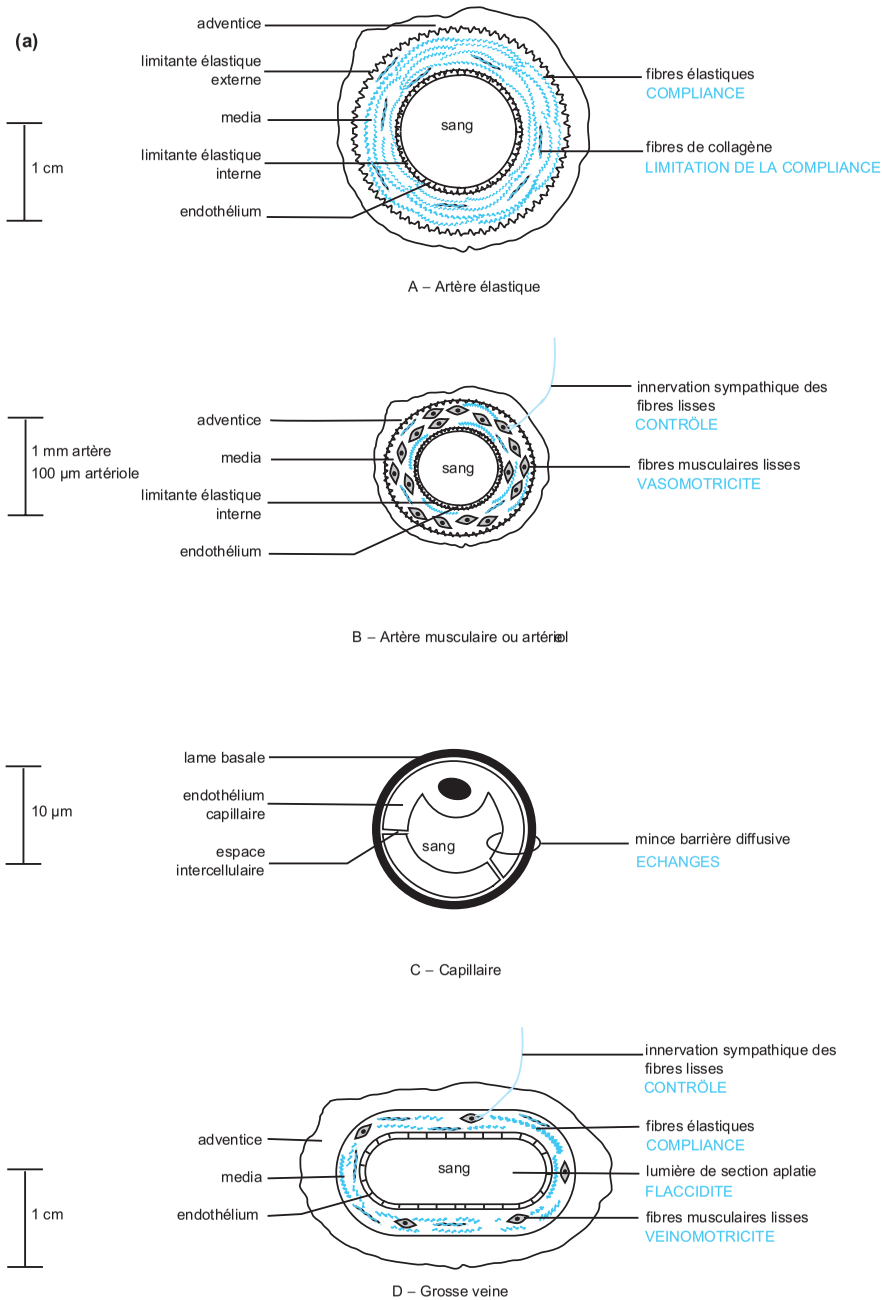
Chaque portion de l'arbre circulatoire présente ainsi des caractéristiques fonctionnelles adaptées à ses fonctions : grand diamètre, compliance moyenne pour les artères élastiques, réservoirs de pression ; fibres musculaires lisses innervées pour les artérioles, points de contrôle de la résistance à la circulation sanguine ; ramification extrême pour la surface d'échanges capillaire ; paroi mince et déformable pour les veines, réservoirs de volume (figure de synthèse).

Attention

- Identifiez bien les différentes valeurs définies pour rendre compte des variations de la pression artérielle dans le temps et dans l'organisme : pression artérielle moyenne, systolique, diastolique, pression de perfusion d'un organe.
- Distinguez pression du sang dans un organe (en kPa) et débit sanguin à travers cet organe (en $L.min^{-1}$).
- Lors de l'utilisation de la loi de Poiseuille, définissez la portion de l'appareil circulatoire à laquelle elle va s'appliquer (système artériel de l'organisme ou circulation locale à travers un organe).
- Notez la diversité des échanges transcapillaires et de leurs mécanismes : échanges d'eau, de solutés, de gaz ; convection ou diffusion.

Mots-clés (suite)

- endothélium
- filtration
- média
- milieu intérieur
- myocyte lisse
- noradrénaline
- pression artérielle
- pression oncotique
- réabsorption
- résistance périphérique
- récepteurs adrénergiques
- valvule
- veine



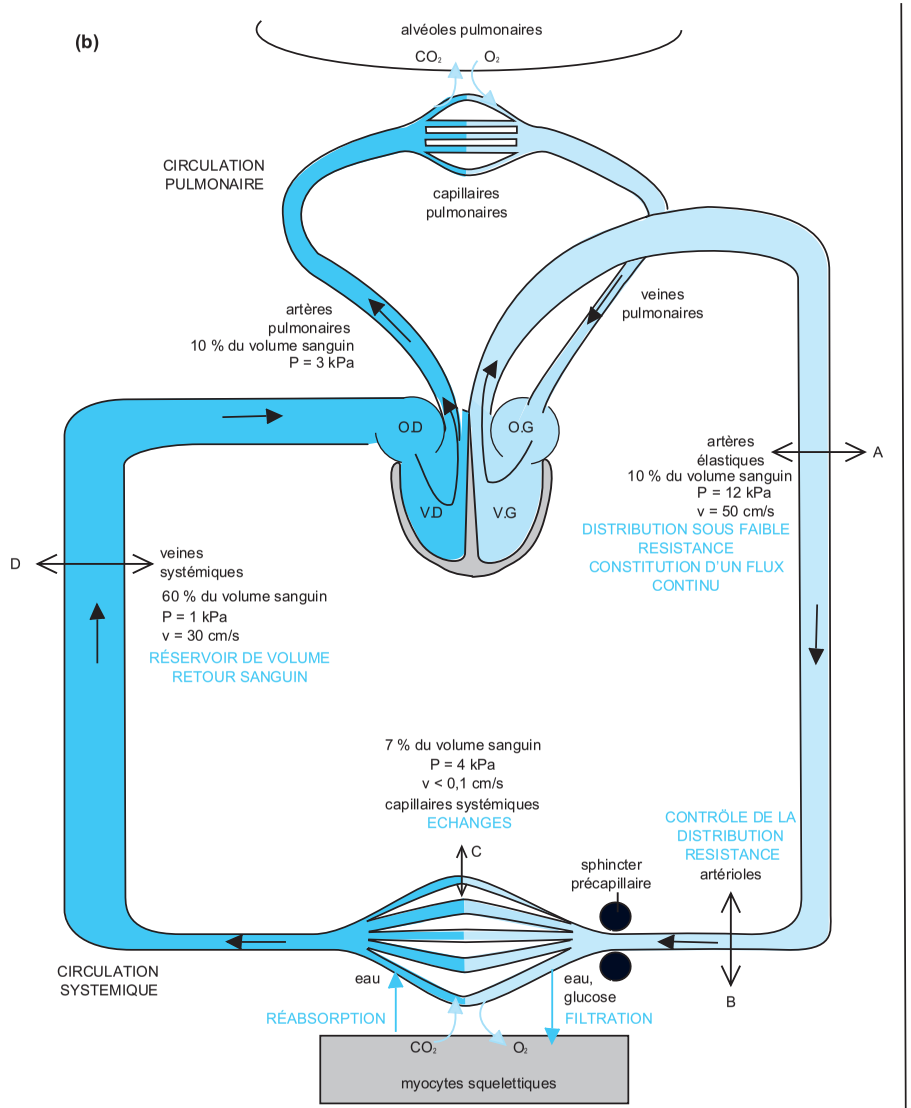


Figure de synthèse **(a)** Coupes transversales schématiques des différents vaisseaux ; **(b)** Rôles des différents vaisseaux dans la distribution du sang au muscle.

S'ENTRAÎNER

QCM

1. La pression artérielle moyenne est égale au produit :
❑ a. du volume systolique par la compliance artérielle, ❑ b. de la fréquence cardiaque par la résistance périphérique totale, ❑ c. du débit cardiaque par la résistance périphérique totale, ❑ d. du débit cardiaque par la compliance artérielle.

2. La pression artérielle moyenne augmente si :
❑ a. la fréquence cardiaque augmente sans modification du débit cardiaque ni de la résistance périphérique totale, ❑ b. il se produit une vasoconstriction des artérioles sans modification du débit cardiaque, ❑ c. le débit cardiaque augmente sans modification de la résistance périphérique totale, ❑ d. la compliance artérielle diminue sans modification du débit cardiaque ni de la résistance périphérique totale.

3. La résistance périphérique à l'écoulement du sang :
❑ a.se situe principalement dans les artères élastiques, ❑ b. est proportionnelle à la viscosité du sang, ❑ c. est contrôlée par l'intermédiaire de la longueur des artérioles, ❑ d. est contrôlée par l'intermédiaire du rayon des artérioles.

4. La mesure au sphygmomanomètre de la pression artérielle d'un sujet a donné le résultat 130/70 mmHg. On peut donc dire que :
❑ a. la pression différentielle est de 60 mmHg, ❑ b. la pression artérielle moyenne est de 100 mmHg, ❑ c. la pression diastolique est de 70 mmHg.

5. Si le volume d'une artère est augmenté de 30 mL lorsque la pression transmurale est augmentée de 5 kPa, la compliance de l'artère est égale à :
❑ a. 0,167 kPa/mL ; ❑ b. 0,167 mL/kPa ; ❑ c. 6 kPa/mL ; ❑ d. 6 mL/kPa.

6. Si la compliance du système veineux était égale à celle du système artériel, lorsque l'on se met debout, la variation du volume sanguin dans les membres inférieurs serait :
❑ a. identique à la normale ; ❑ b. supérieure à la normale ; ❑ c. inférieure à la normale

7. Les deux paramètres qui déterminent le sens des flux hydriques transcapillaires sont :
❑ a. la pression sanguine dans le capillaire et la pression osmotique du liquide interstitiel ; ❑ b. la pression osmotique du plasma et la pression hydrostatique du liquide interstitiel ; ❑ c. la pression sanguine dans le capillaire et la pression osmotique du plasma ; ❑ d. les pressions hydrostatique et osmotique du liquide interstitiel ; ❑ e. les pressions sanguine et oncotique dans le capillaire.

8. À débit sanguin local constant, si le nombre de capillaires perfusés augmente dans un organe, les flux diffusifs entre le sang et les cellules de cet organe seront augmentés à cause de : ❑ a. l'augmentation de la surface d'échanges ; ❑ b. la diminution de la vitesse de circulation du sang ; ❑ c. l'augmentation du gradient de potentiel hydrique entre le plasma et le liquide interstitiel.

9. Le sang artériel contient 20 % en volume de dioxygène, alors que le sang veineux en contient 15 %. Quel volume de dioxygène est livré aux cellules en une minute dans un organe perfusé par un débit sanguin de 200 mL/min ?
❑ a. 1 mL/min ; ❑ b. 5 mL/min ; ❑ c. 10 mL/min ; ❑ d. 100 mL/min.

Questions de synthèse

Les différents segments vasculaires : relations structure fonction.

Le sang et les sèves circulent dans un système vasculaire. On a souvent considéré, à tort ou à raison, ces fluides biologiques et les vaisseaux qui les contiennent comme structurellement et physiologiquement analogues. Discutez cette analogie.

Analyse de documents

Exercice 18.1 : Calcul de paramètres circulatoires locaux

La figure 18.17 schématise une portion du système artériel. La pression artérielle à l'entrée du circuit est de 10 kPa ; elle est réduite de moitié à la sortie des branches A et B.

1. Calculez la résistance périphérique, RPT, de cette portion de l'appareil circulatoire.

2. Calculez le rapport des rayons des branches A et B.
3. Une vasodilatation localisée se produit dans la branche B dont le rayon devient égal à celui de la branche A. En supposant que la pression d'entrée et le débit sanguin total à travers A et B ne sont pas modifiés, quelles en sont les conséquences sur les paramètres circulatoires ?

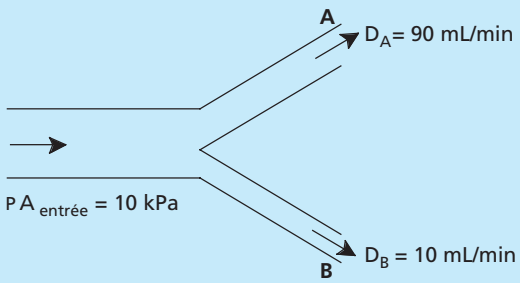


Figure 18.17 Schéma d'une portion du système artériel.

Exercice 18.2 : Variations du flux sanguin dirigé vers la tête chez des serpents
La figure 18.18 donne les résultats d'expériences sur des serpents dont la tête est maintenue redressée selon les angles indiqués en abscisse. Le flux sanguin vers la tête est mesuré à la fin d'une période de 3 minutes, au cours de laquelle la tête est maintenue dans une position imposée par l'expérimentateur. Deux groupes ont été constitués : les serpents vivant sur le sol (vipères de quatre espèces différentes) et les serpents arboricoles (appartenant à deux espèces différentes).
1. Comparez les effets de la pesanteur sur la pression artérielle céphalique chez un mammifère de taille moyenne et chez un serpent vivant sur le sol.
2. Analysez les effets du redressement de la tête chez un serpent vivant sur le sol. Interprétez ces résultats.
3. Comparez les effets du redressement de la tête chez les deux groupes de serpents. Interprétez ces résultats.

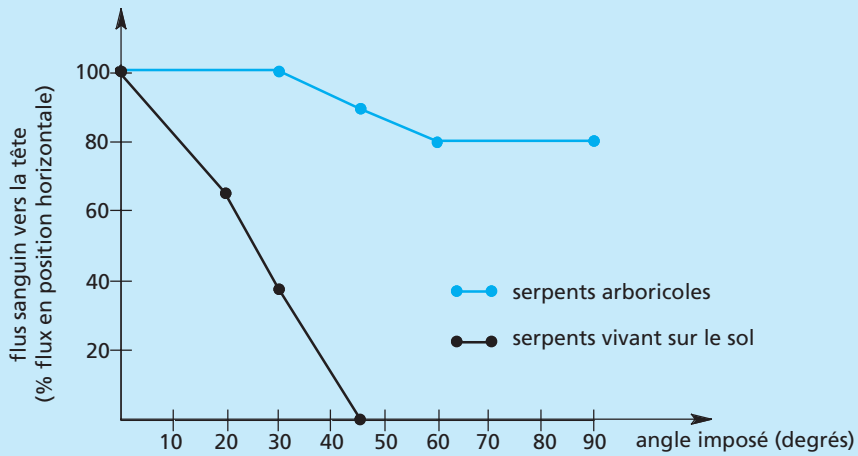


Figure 18.18 Variation du flux sanguin chez deux types de serpents.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Intégration de la perfusion du muscle à l'échelle de l'organisme

CHAPITRE 19

Plan

19.1 Adaptation de la fonction circulatoire à la perfusion des organes
19.2 Régulation de la pression artérielle moyenne de l'organisme

Introduction

Nous avons montré aux chapitres 17 et 18 que le contrôle des paramètres circulatoires s'exerce par l'intermédiaire de trois types de cellules musculaires :

- les cellules nodales, pour la fréquence cardiaque ;
- les myocytes striés cardiaques pour le volume systolique ;
- les cellules lisses de la média vasculaire pour la résistance périphérique à l'écoulement du sang.

Chacun peut aisément constater qu'un exercice physique entraîne une augmentation de la fréquence cardiaque. Il s'agit là d'une des conséquences du contrôle de la fonction circulatoire. Le présent chapitre en étudie la mise en jeu dans quelques situations physiologiques précises, à deux niveaux d'organisation.

- À l'échelle des organes en activité (muscles lors d'un exercice physique, intestin grêle lors de la période postprandiale), quelles sont les modifications circulatoires et comment sont-elles déclenchées ?
- Au niveau de l'organisme, quelles sont les conséquences sur la pression artérielle moyenne de ces modifications circulatoires locales ?

19.1 ADAPTATION DE LA FONCTION CIRCULATOIRE À LA PERFUSION DES ORGANES

19.1.1 Lors d'un exercice physique

Voir « différentes voies de production de l'ATP », chapitre 15, § 15.2.2

L'exercice physique résulte à l'échelle de l'organisme de la contraction de myocytes striés squelettiques. Cette activité entraîne, avec une cinétique variable suivant la nature des fibres musculaires impliquées, une augmentation de la consommation de dioxygène et de substrats métaboliques, une augmentation de la production de CO_2 et d'acides organiques, et une augmentation de la température. La quantification de l'intensité de l'exercice physique est d'ailleurs réalisée indirectement par la mesure de l'intensité respiratoire de l'organisme. Quelles modifications cardiovasculaires sont associées à cette activation métabolique ?

a) Mise en évidence des réponses cardiovasculaires lors d'un exercice

➤ Augmentation du débit cardiaque

Le tableau 19.1 présente les modifications de l'activité cardiaque consécutives à des exercices physiques d'intensité croissante.

Tableau 19.1 Réponses cardiaques à des exercices d'intensité croissante chez des sujets non entraînés.

Type d'exercice	Consommation de O_2 ($L.min^{-1}$)	Fréquence cardiaque (bpm)	Volume systolique ($L.b^{-1}$)	Débit cardiaque ($L.min^{-1}$)
Repos	0,25	72	0,07	5
Marche	1,00	110	0,09	10
Course	1,80	150	0,10	15
Sprint	2,5	190	0,10	19

L'exercice augmente le débit cardiaque, suivant une fonction croissante de son intensité. Lors d'une course, chaque ventricule propulse ainsi l'ensemble du volume sanguin (5 L) trois fois par minute dans la circulation. Chez un sujet non entraîné, l'augmentation est limitée par le volume systolique. Chez un sujet entraîné, le volume systolique peut atteindre 0,2 L (soit près de 3 fois le volume de repos) et le débit cardiaque peut être multiplié par 7 lors d'un exercice intense.

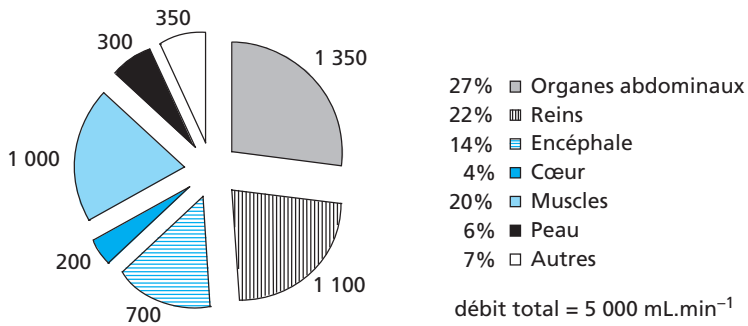
➤ Redistribution de la masse sanguine de l'organisme

La figure 19.1 compare la distribution du débit cardiaque total entre les différentes régions de l'organisme, au repos et lors d'un exercice physique.

Au repos, près de la moitié du débit cardiaque total se trouve dirigée vers les organes abdominaux et les reins. Lors de l'exercice, le débit cardiaque est multiplié par 5 alors que le débit à travers les organes abdominaux et les reins est réduit de plus de la moitié. Dans ces territoires se produit une vasoconstriction artériolaire. Le débit sanguin est maintenu constant en valeur absolue dans l'encéphale. Il est augmenté dans les mêmes proportions que le débit cardiaque dans les coronaires, et dans des proportions bien supérieures dans les muscles squelettiques.

La redistribution de la masse sanguine au cours d'un exercice privilégie ainsi les organes actifs (cœur, muscles squelettiques) au détriment des organes végétatifs. La légère augmentation en valeur absolue du débit sanguin cutané contribue à dissiper la chaleur produite lors de l'exercice et à maintenir constante la température corporelle (thermorégulation).

(a) Répartition du débit cardiaque au repos ($mL.min^{-1}$)



(b) Répartition du débit cardiaque au cours d'un exercice intense ($mL.min^{-1}$)

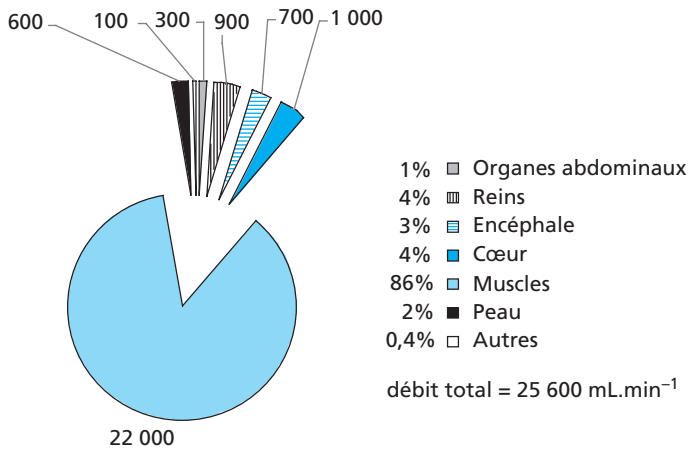


Figure 19.1 Distribution du débit cardiaque total chez un sujet entraîné au repos et lors d'un exercice intense.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ Augmentation du débit sanguin local dans les muscles en activité

Une étude plus fine que celle de la figure 19.1 montre que l'augmentation du débit sanguin dans les muscles squelettiques ne concerne que ceux qui sont actifs lors de l'exercice. Le tableau 19.2 compare la circulation sanguine dans un muscle de la cuisse, le gastrocnémien, au repos ou en activité.

Tableau 19.2 Modifications circulatoires consécutives à l'activité dans un muscle gastrocnémien.

	Débit sanguin local (mL/100 g tissu . min)	État des artérioles	État des sphincters précapillaires
Repos	5	vasoconstriction	fermés
Activité	100	vasodilatation	ouverts

Voir « circulation capillaire modulable », chapitre 18, § 18.2.1c

Au repos, la plupart des capillaires musculaires (2 000 à 3 000 capillaires/mm^3) ne contiennent pas de sang ; le relâchement des myocytes lisses de la média artériolaire et des sphincters précapillaires permet d'accroître le débit sanguin local et la surface d'échanges entre le sang et les cellules ; elle réduit la distance séparant chaque cellule du sang et la vitesse de circulation du sang. L'ensemble de ces modifications augmente les flux transcapillaires.

➤ Augmentation du retour veineux

Voir « pression veineuse », chapitre 18, § 18.3.2b

Lors d'un exercice, on enregistre une veinoconstriction dans tout l'organisme. L'exercice stimule aussi le retour veineux par l'intermédiaire des pompes des muscles respiratoires et des membres inférieurs. Cette réponse diminue le volume de sang qui stagne dans le système veineux et contrebalance la diminution du temps de remplissage du cœur consécutive à l'augmentation de la fréquence cardiaque : ainsi le volume de remplissage des cavités cardiaques (volume télédiastolique) n'est pas diminué.

➤ Augmentation de la pression artérielle

La figure 19.2 montre les effets d'exercices d'intensité croissante sur la pression artérielle et les paramètres cardiovasculaires qui la déterminent.

La vasodilatation dans les muscles en activité et le cœur a davantage d'effet sur la résistance périphérique totale que la vasoconstriction des autres territoires de l'organisme : la résistance périphérique totale diminue de moitié lors d'un exercice physique. Comme dans le même temps, le débit cardiaque est lui multiplié par trois, la pression artérielle moyenne est multipliée par 1,5. La pression différentielle est largement augmentée pendant un exercice : en effet, l'augmentation du volume systolique entraîne une forte augmentation de la pression systolique alors que la pression diastolique varie peu, par suite de la baisse de la résistance périphérique totale.

La figure 19.3 récapitule les principales réponses cardiovasculaires lors d'un exercice d'intensité modérée. Il se produit non seulement une augmentation du débit cardiaque, mais aussi une redistribution de la masse sanguine vers les organes actifs.

Comment ces réponses sont-elles mises en jeu ? Les chapitres 17 et 18 nous ont montré que l'activité du cœur et des vaisseaux peut être contrôlée à distance par voie nerveuse ou hormonale, ou par des modifications physicochimiques agissant localement. Nous étudierons donc successivement ces deux modes de contrôle.

Voir « contrôle de l'activité cardiaque », chapitre 17, § 17.3 et « contrôle de la vasomotricité » chapitre 18, § 18.1.2c

b) Contrôle à distance des effecteurs cardiovasculaires

Les voies de commande des effecteurs cardiaques et vasculaires ont été étudiées dans les chapitres précédents. Nous nous limiterons donc ici à rappeler la nature des messages parvenant au cœur lors d'un exercice physique et à préciser les réponses des vaisseaux sanguins en fonction de leur localisation dans l'organisme. Nous étudierons ensuite les mécanismes qui déclenchent ces contrôles.

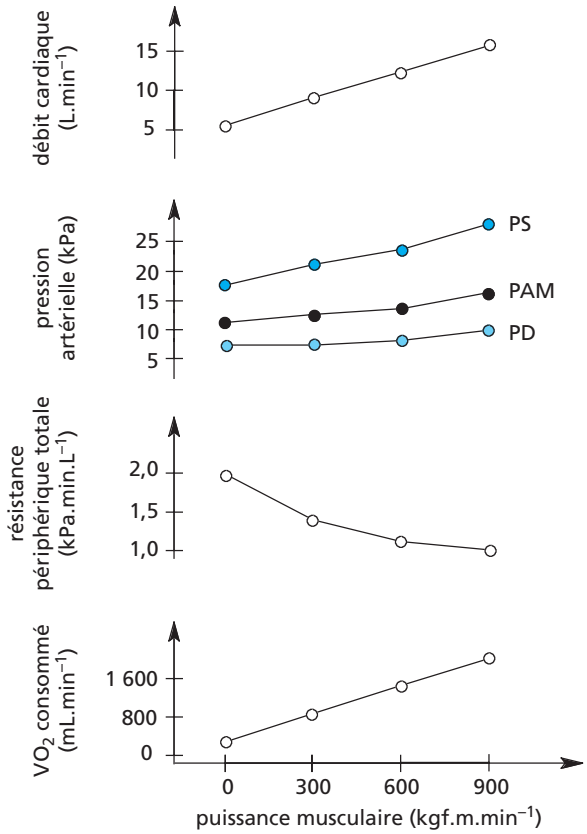


Figure 19.2 Effets d'exercices d'intensité croissante sur la pression artérielle.
PS : pression systolique, PAM : pression artérielle moyenne, PD : pression diastolique

➤ Commande de l'effecteur cardiaque

Lors d'un exercice physique, on enregistre une diminution de la fréquence des potentiels d'action conduits par les fibres cardiomodératrices parasympathiques des nerfs X et une augmentation des potentiels d'action conduits par les fibres cardioaccélératrices orthosympathiques issues des ganglions cervicaux. Dans le même temps, la concentration plasmatique en adrénaline augmente à la suite de la stimulation des glandes médullosurrénales par les fibres orthosympathiques des nerfs splanchniques. La partie droite de la figure de synthèse du chapitre 17 précise comment l'ensemble de ces messages entraîne une augmentation du débit cardiaque. Il est remarquable que le cœur dénervé, après une greffe par exemple, soit beaucoup plus sensible qu'un organe témoin aux catécholamines plasmatiques. Ceci permet l'adaptation à l'effort physique même après une transplantation cardiaque.

➤ Commande de l'effecteur vasculaire

L'innervation orthosympathique des vaisseaux est stimulée, tout comme celle du cœur lors d'un exercice. Or les influx orthosympathiques font libérer dans l'espace synaptique de la noradrénaline, qui, par l'intermédiaire de récepteurs α-adrénergiques, stimule la contraction des myocytes lisses de la média des vaisseaux. Cet effet vasoconstricteur est celui qui l'emporte dans les veines (veinoconstriction) et dans les artérioles à l'exception de celles des muscles squelettiques, du myocarde, de la peau et de l'encéphale. C'est pourquoi il se produit une vasoconstriction artériolaire responsable de la baisse du débit sanguin dans les organes abdominaux et les reins.

Voir « mécanismes d'action de la noradrénaline sur les myocytes lisses », figure 18.11

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

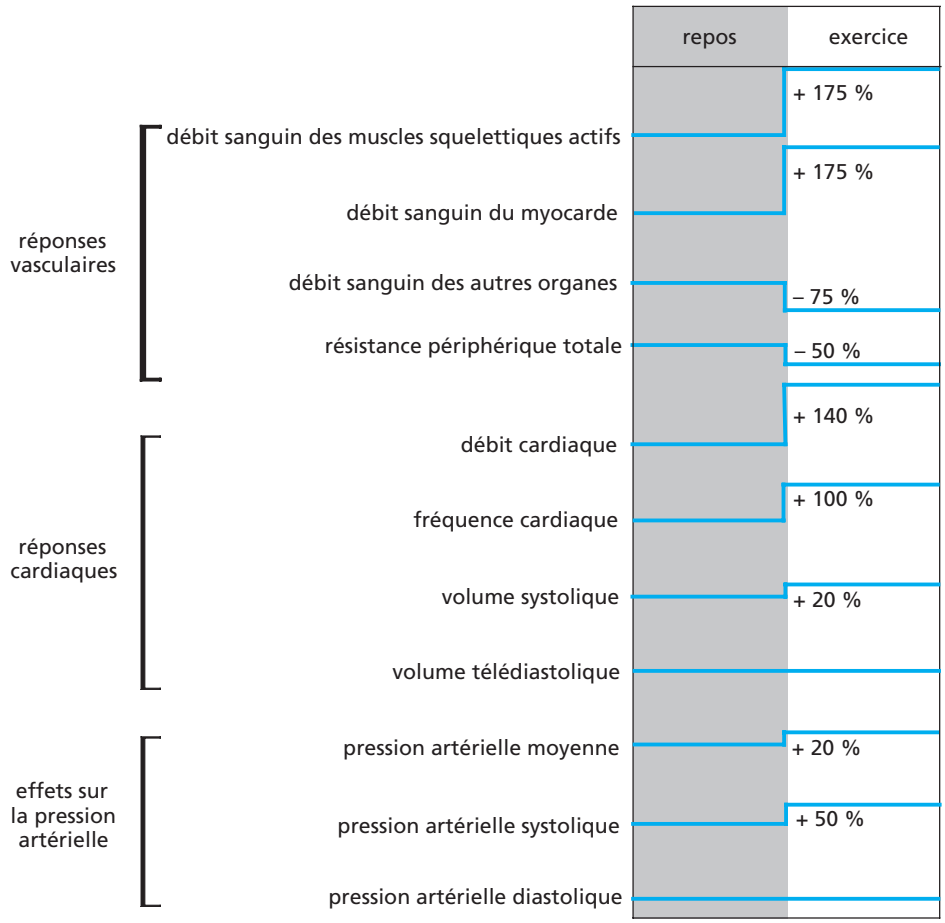


Figure 19.3 Résumé des réponses cardiovasculaires à un exercice modéré.

Dans les muscles squelettiques et cardiaques, on note au contraire une vasodilatation artériolaire. Cet effet s'explique (en partie, comme le montrera la suite de l'étude) par l'augmentation de la concentration plasmatique en adrénaline. En effet, dans ces territoires, l'action de l'adrénaline, à faible et moyenne concentration, sur les myocytes lisses des artérioles entraîne une inactivation par déphosphorylation des chaînes légères de la myosine, donc une relaxation des cellules et une vasodilatation. Cet effet l'emporte sur celui de la noradrénaline. La figure 19.4 montre comment les messages du neuromédiateur et de l'hormone sont intégrés par les myocytes lisses des artérioles des différents territoires de l'organisme.

Voir « mécanismes d'action de l'adrénaline sur les myocytes lisses », figure 18.12

Dans les artérioles de la peau, il se produit dans un premier temps une vasoconstriction consécutive à l'activation de l'innervation orthosympathique. Très rapidement, au fur et à mesure que l'exercice physique provoque une augmentation de la température du corps, on constate une vasodilatation qui permet l'évacuation de la chaleur produite. Cette réponse est consécutive à l'activation, par un réflexe thermorégulateur, de l'innervation sympathique stimulant les glandes sudoripares de la peau. La sueur contient une enzyme qui catalyse la formation d'un peptide vasodilatateur, la bradykinine. La baisse du débit dans les organes abdominaux compense à l'échelle de l'organisme l'augmentation du débit cutané. Enfin, si l'exercice se poursuit encore, la vasoconstriction déclenchée par les catécholamines l'emporte sur la vasodi-

Voir « annexes cutanées », TP5, § 5.1.1b

latation due à la bradykinine. L'irrigation des muscles et du cœur est ainsi favorisée au détriment de la régulation de la température corporelle : la température d'un marathonien peut atteindre 40 °C à la fin de l'épreuve !

Les contrôles nerveux orthosympathique et hormonal sur les artérioles de l'encéphale semblent peu importants. Le débit sanguin à travers l'encéphale est maintenu constant en valeur absolue quelle que soit l'activité de l'organisme. Il semble dépendre surtout de facteurs métaboliques locaux dont la concentration varie en fonction de l'activité cérébrale et non de l'activité physique.

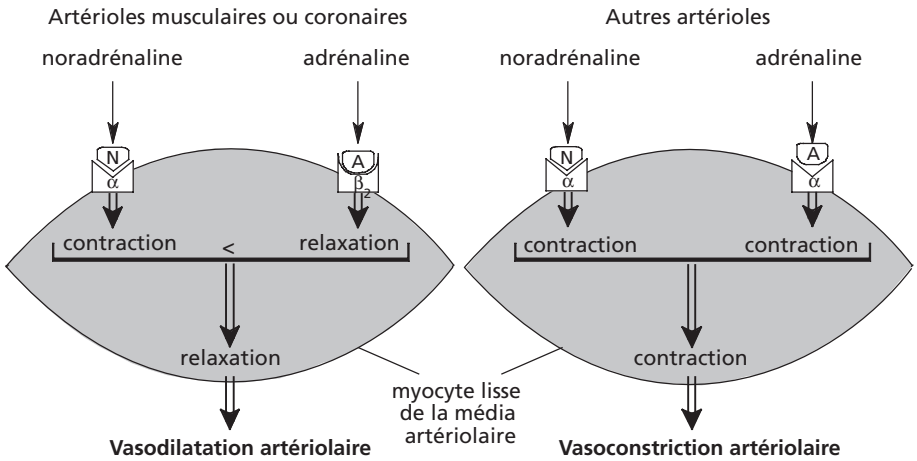


Figure 19.4 Action des catécholamines sur la vasomotricité artériolaire de différents territoires de l'organisme lors d'un exercice physique.

On pourra se référer à la figure 18.13 pour connaître les mécanismes de transduction du signal nerveux et du signal hormonal par les myocytes lisses de la média des artérioles des muscles striés.

➤ Mise en jeu des commandes à distance des effecteurs

Phase d'anticipation

Chez des sprinters entraînés, la fréquence cardiaque augmente avant même le départ de la course ; cet ajustement peut atteindre 75 % de l'accroissement qui survient pendant la course elle-même. Cette phase de contrôle qui précède l'apparition des modifications physiologiques consécutives à l'exercice est appelée phase d'anticipation. Elle résulte de l'activation du cortex cérébral moteur qui entraîne une inhibition des voies efférentes parasympathiques vers le cœur et une activation des voies efférentes orthosympathiques vers le cœur, les vaisseaux et la glande médullosurrénale.

Phase d'exercice

Une fois que l'exercice est commencé, il se produit dans les muscles en activité des modifications métaboliques (diminution de la pression partielle en O_2, baisse du pH du liquide interstitiel…) qui stimulent des chimiorécepteurs du muscle. Il s'agit de terminaisons nerveuses qui transforment les variations des paramètres chimiques en trains de potentiels d'action. Ces influx nerveux afférents sont transmis aux centres nerveux cardiovasculaires où ils inhibent l'émission des influx efférents parasympathiques et augmentent la fréquence de décharge des fibres efférentes orthosympathiques. La stimulation de mécanorécepteurs dans les muscles en activité a les mêmes effets.

Enfin, les variations de la pression artérielle consécutives à l'adaptation à l'exercice physique sont détectées par des barorécepteurs dont le rôle sera présenté au § 19.2.3a.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Les mécanismes vus jusqu'ici n'expliquent pas complètement la diversité des réponses vasculaires enregistrées dans l'organisme. En particulier, ils ne permettent pas de comprendre comment les muscles squelettiques actifs sont le siège d'une vasodilatation bien plus marquée que dans les autres muscles squelettiques. Une telle différence s'explique par des mécanismes de contrôle plus localisés.

c) Contrôle de la vasomotricité par la composition du liquide interstitiel

La vasodilatation dans un muscle en activité peut être obtenue même après section de l'innervation orthosympathique efférente des vaisseaux et en l'absence de décharge d'adrénaline par la glande médullosurrénale. Il s'agit donc bien, au moins en partie, d'une réponse locale.

L'état de contraction des myocytes lisses peut être modulé par la composition du liquide interstitiel, reflet de l'activité métabolique des cellules voisines. Les modifications de tels paramètres au voisinage des myocytes squelettiques en activité sont nombreuses. Démontrer leur implication dans l'augmentation du débit sanguin local dans un organe en activité, appelée **hyperémie active**, peut s'avérer délicat. Les paramètres récapitulés sur la figure 19.5 sont susceptibles d'induire à la fois une vasodilatation artériolaire et un relâchement des sphincters précapillaires, même si leur contribution respective est encore un sujet de discussion.

- La diminution de la **pression partielle en dioxygène** dans le liquide interstitiel entraîne bien une relaxation des cellules lisses ; cependant, la corrélation entre diamètre artériolaire et pression partielle en dioxygène n'est pas très bonne.
- La baisse du **pH**, l'augmentation de la **pression partielle en CO_2** et l'augmentation de la **concentration en acide lactique** et de **l'osmolarité** du liquide interstitiel ont aussi un effet vasodilatateur, mais à des valeurs qui semblent supérieures aux valeurs physiologiques.
- La contraction des myocytes squelettiques s'accompagne d'une augmentation de la **concentration des ions K^+** dans le milieu extracellulaire ; cette modification entraîne aussi une vasodilatation, mais elle n'est que transitoire.
- Enfin, les cellules dont le métabolisme est actif libèrent de l'**adénosine** qui entraîne la relaxation des myocytes lisses se fixant sur des récepteurs membranaires spécifiques.

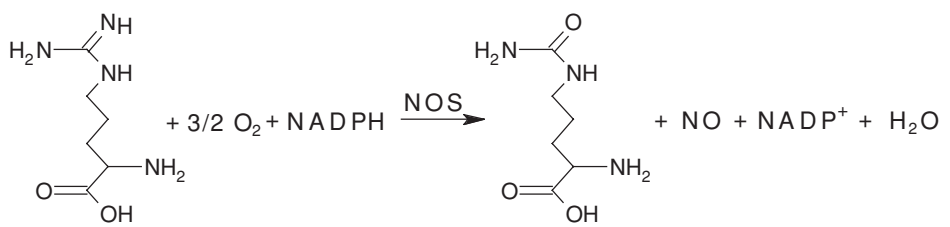
L'adénosine peut donc aussi être considérée comme un messager chimique local (action paracrine).

d) Contrôle de la vasomotricité par les facteurs paracrines endothéliaux

Une artériole isolée manifeste une vasodilatation si le débit sanguin qui la traverse est augmenté. Cependant cette réaction disparaît si l'endothélium artériolaire est enlevé (exercice 19.1). Ceci met en évidence l'existence d'un contrôle exercé par l'endothélium sur l'état de contraction des myocytes lisses de la média.

➤ Oxyde nitrique

Le facteur endothélial vasodilatateur a été identifié comme étant l'oxyde nitrique NO (prix Nobel 1998). NO est produit par la désamination de l'arginine (acide aminé) en citrulline. Cette réaction (19.1) est catalysée par la NO synthase (NOS) des cellules endothéliales.



(19.1)

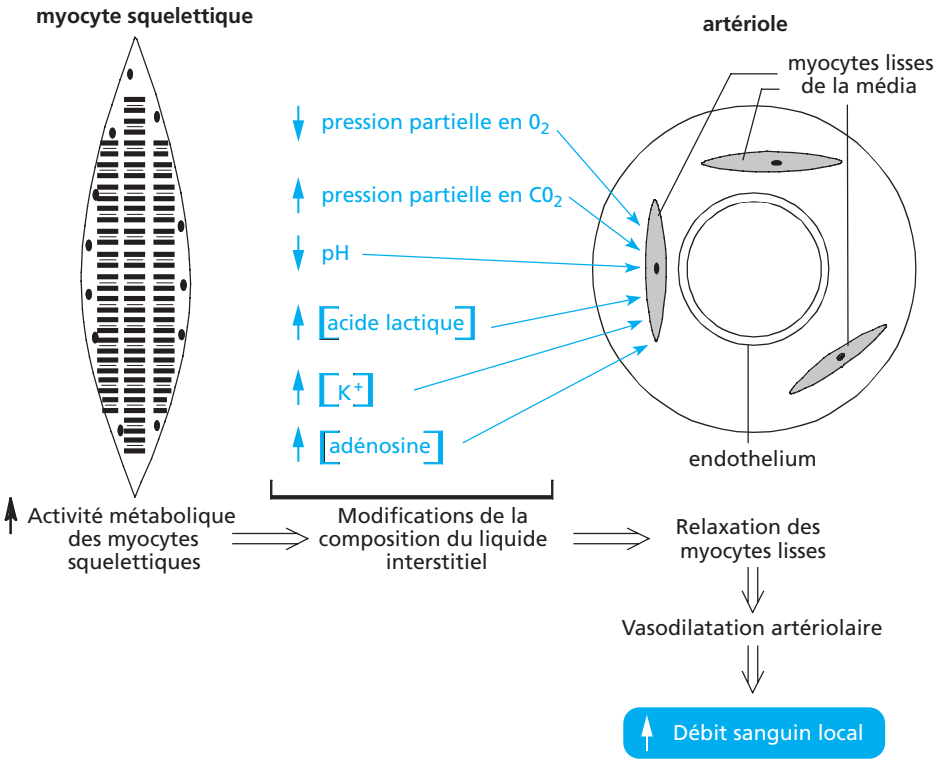


Figure 19.5 Facteurs métaboliques susceptibles de déclencher l'hyperémie active dans un muscle en exercice.

L'oxyde nitrique est un gaz liposoluble qui diffuse depuis l'endothélium jusqu'au cytoplasme des cellules lisses de la média où il active directement une guanylyl cyclase soluble. Une cascade réactionnelle, dont le détail est présenté par la partie droite de la figure 19.6, aboutit à la déphosphorylation des chaînes légères de la myosine et à la relaxation des myocytes. L'oxyde nitrique agit ainsi en tant que facteur paracrine.

➤ Contrôle local de la synthèse d'oxyde nitrique

La production de NO est contrôlée par l'intermédiaire de l'activation de l'enzyme NO synthase. La NO synthase est activée par des facteurs locaux identiques à ceux qui agissent directement sur les myocytes lisses : augmentation de l'osmolarité du liquide interstitiel, hypoxie, augmentation de la concentration en adénosine.

Les ions Ca^{2+} peuvent être des seconds messagers dans l'activation de la production de NO. Ainsi la vasodilatation qui se produit dans une artériole isolée soumise à un fort débit s'explique par une stimulation de la NO synthase par les contraintes de cisaillement exercées par le flux sanguin sur l'endothélium. Ce stimulus mécanique entraîne localement une hyperpolarisation membranaire (par ouverture de canaux potassiques) qui augmente l'entrée de calcium dans la cellule ; celui-ci en se fixant à la calmoduline active la NO synthase.

Ce mécanisme local permet de coordonner la vasodilatation des artérioles et des artères qui les desservent. En effet, lorsque les facteurs métaboliques locaux déclenchent une vasodilatation des artérioles dans les territoires actifs, le débit sanguin local s'en trouve augmenté (hyperémie). Dans les artères situées en amont des artérioles dilatées, l'augmentation du débit

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

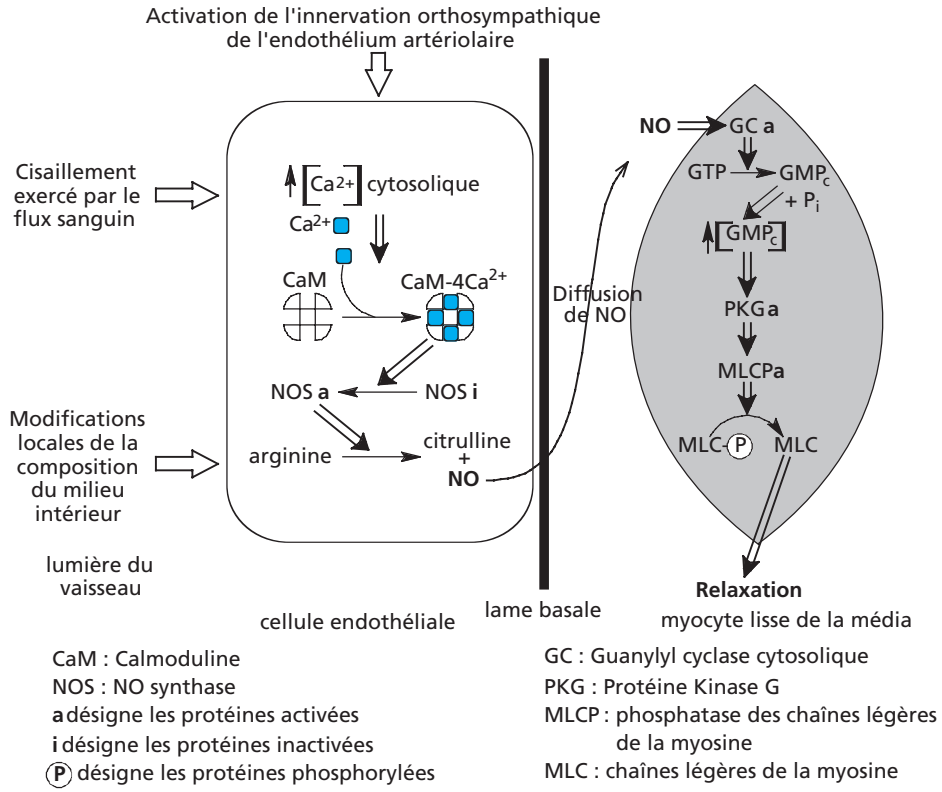


Figure 19.6 Contrôle de la contraction des myocytes lisses artériolaires par l'oxyde nitrique émis par les cellules endothéliales.

sanguin génère des contraintes de cisaillement qui déclenche la synthèse de NO par l'endothélium, ce qui provoque la vasodilatation des artères. L'augmentation du débit à travers l'organe est ainsi plus importante qu'avec la seule vasodilatation artériolaire.

➤ Contrôle nerveux de la synthèse d'oxyde nitrique

Voir « l'innervation orthosympathique », chapitre 18, figure 18.10

Il existe aussi un contrôle nerveux de la production du facteur paracrine NO. En effet, en plus de l'innervation orthosympathique de la média vasculaire déjà mentionnée, il existe une innervation orthosympathique de l'endothélium. Celle-ci est particulière, car les fibres postganglionnaires sont cholinergiques. L'acétylcholine se fixe à des récepteurs muscariniques de la membrane des cellules endothéliales et active la NO synthase par la voie des phosphoinositides. Le détail du mécanisme est représenté par la figure 19.7. L'activation de l'innervation orthosympathique de l'endothélium vasculaire a donc, via l'acétylcholine, un effet vasodilatateur.

e) Autres facteurs vasoactifs

L'endothélium produit d'autres facteurs paracrines vasoactifs. La **prostacycline** (une prostaglandine) est un vasodilatateur dont la production pourrait être déclenchée par le cisaillement dû à une augmentation de débit. **L'endothéline** (peptide de 21 acides aminés) est un puissant vasoconstricteur impliqué dans des situations pathologiques, mais dont la fonction dans un système vasculaire normal n'est pas encore bien comprise.

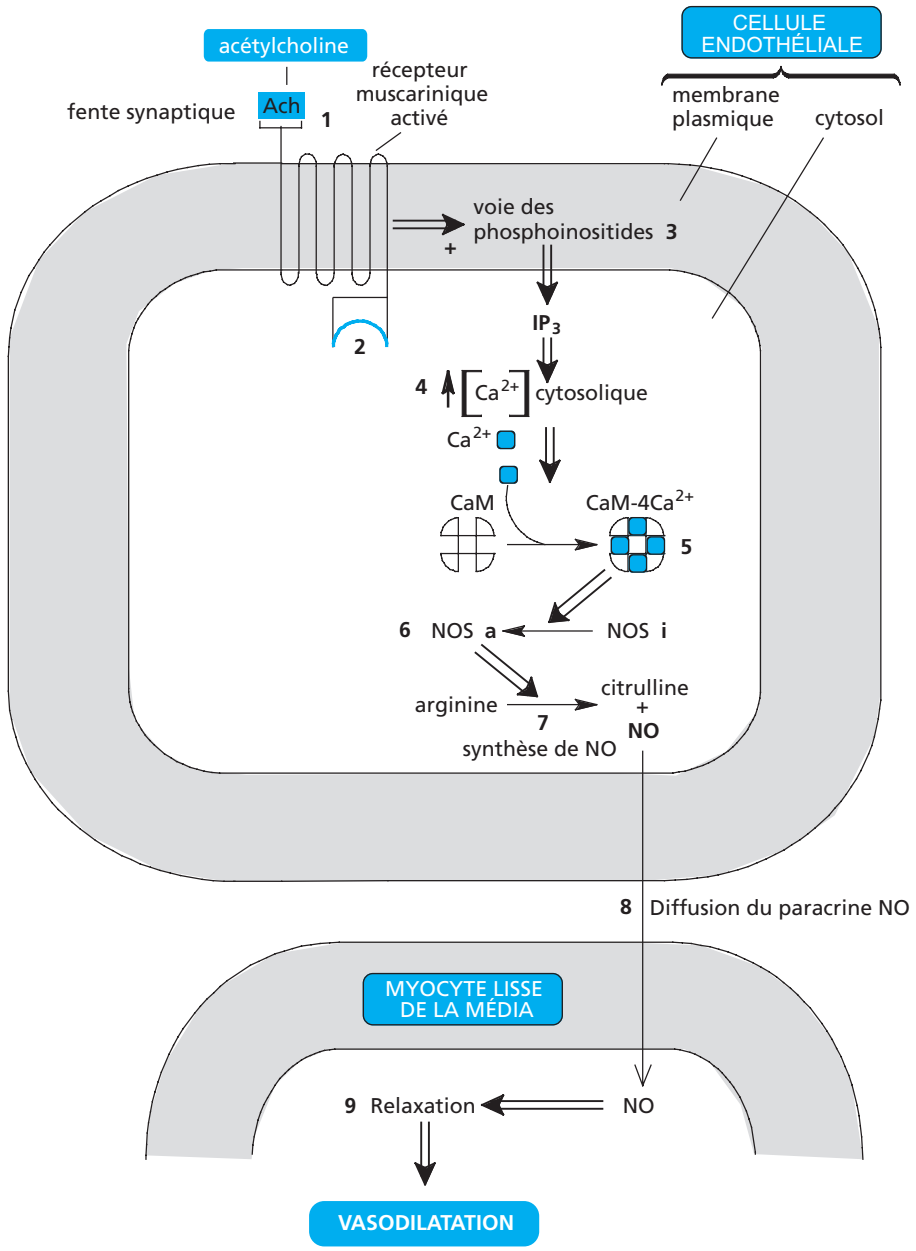


Figure 19.7 Effet vasodilatateur de l'acétylcholine agissant sur les cellules endothéliales.
IP3 désigne l'inositol trisphosphate. Les autres abréviations sont identiques à celles de la figure 19.6.

La bradykinine, polypeptide responsable de la vasodilatation des artérioles cutanées (§ 19.1.1b), est aussi un facteur paracrine vasodilatateur ; cependant, elle n'est pas produite par l'endothélium vasculaire mais dérive d'une protéine du liquide interstitiel après action d'une enzyme sécrétée par une glande exocrine (glande sudoripare dans le cas de la peau).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

f) Bilan d'ensemble

L'exercice physique entraîne de profonds ajustements de la fonction circulatoire (figure 19.8). L'augmentation du débit cardiaque résulte essentiellement d'un contrôle nerveux (renforcé par l'action de l'adrénaline déchargée par la médullosurrénale) ; l'autocontrôle par la loi de Starling intervient quand le volume télédiastolique est augmenté, ce qui dépend de l'importance relative des conséquences de la veinoconstriction (qui tend à augmenter ce volume) et du raccourcissement de la diastole (qui tend à diminuer ce volume). Le débit sanguin total est distribué de façon hétérogène aux organes, en privilégiant le myocarde et les muscles squelettiques actifs. Ceci est dû à la façon dont sont intégrés par les cellules lisses de la média vasculaire les différents messages des neuromédiateurs, des hormones, des facteurs métaboliques et paracrines. Le tableau 19.3 compare les mécanismes mis en jeu dans les différents territoires de l'organisme et permet de comprendre l'origine de la répartition de la masse sanguine mise en évidence par la figure 19.1b.

Tableau 19.3 Contrôle de la vasomotricité artériolaire dans les territoires de l'organisme lors d'un exercice.

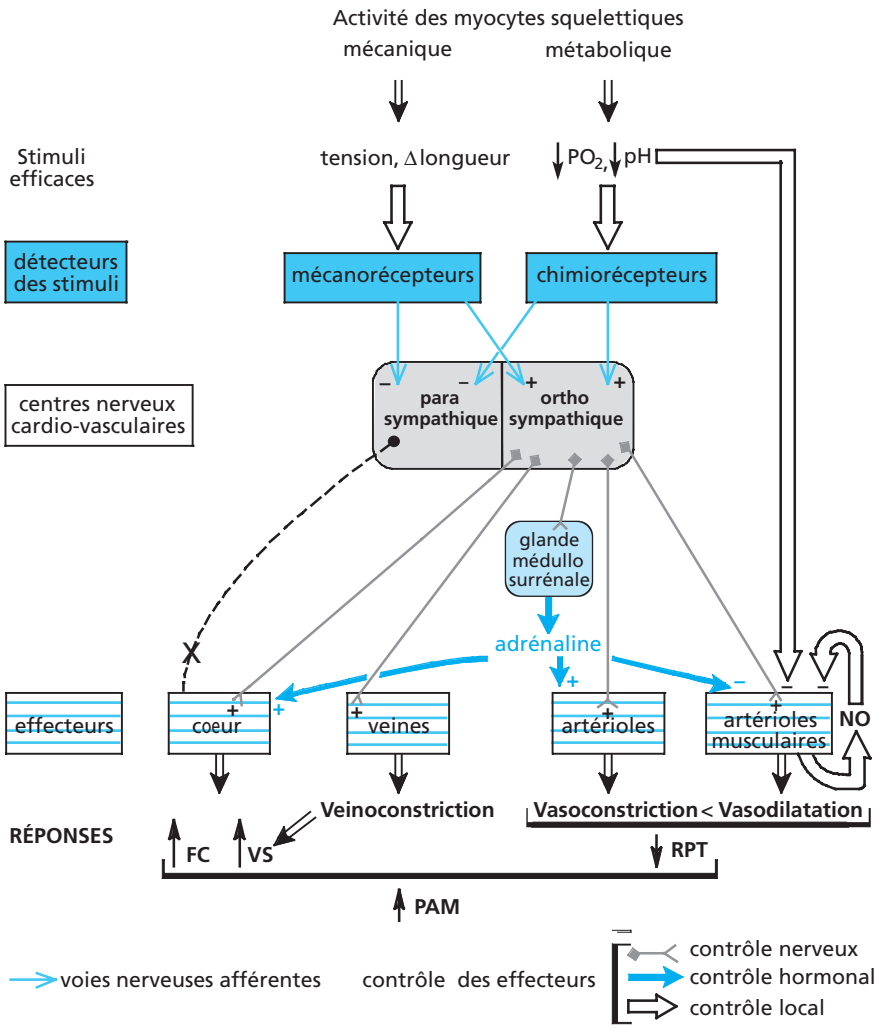
Les mécanismes entraînant une contraction des myocytes lisses déclenchent une vasoconstriction artériolaire ; ceux entraînant une relaxation des myocytes lisses déclenchent une vasodilatation artériolaire.

	Muscles actifs	Myocarde	Encéphale	Peau	Organes abdominaux
Innervation sympathique	Contraction	Contraction	Peu d'effets	Contraction	Contraction
Adrénaline plasmatique	Relaxation	Relaxation	Peu d'effets	Contraction	Contraction
Facteurs métaboliques	Relaxation	Relaxation	Sans effet	Sans effet	Sans effet
Facteurs paracrines	NO Relaxation	NO Relaxation	Sans effet	Bradykinine Relaxation	Sans effet
Débit sanguin local lors d'un exercice musculaire	Augmenté	Augmenté	Stable	Diminué puis augmenté (§19.1.1b)	Diminué

19.1.2 Lors de la période postprandiale

Voir « l'histologie de l'intestin grêle », TP5, § 5.2.2a

La période postprandiale (qui suit l'ingestion d'un repas) est réputée être peu favorable aux autres activités de l'organisme, qu'elles soient physiques ou intellectuelles. L'essentiel du travail digestif est réalisé dans l'intestin grêle. Après simplification moléculaire des aliments par les enzymes des sécrétions digestives (essentiellement le suc pancréatique et le suc intestinal), les produits de la digestion sont absorbés à travers l'épithélium intestinal vers le réseau de capillaires sanguins (pour les molécules hydrosolubles et les ions) ou lymphatiques (pour les molécules liposolubles) qui se ramifient dans la muqueuse des villosités intestinales. Le fonctionnement de cette phase d'absorption dépend ainsi du débit sanguin qui irrigue la paroi intestinale. En conséquence, si l'organisme pratique une activité physique intense pendant la période postprandiale, la réduction du débit sanguin qui en résulte dans les organes abdominaux retarde la digestion. Quelles sont les conséquences de l'état postprandial sur la fonction circulatoire ? Comment ces mécanismes sont-ils déclenchés ?



Voir «Contrôle du fonctionnement cardiaque », partie droite de la figure de synthèse du chapitre 17.

Figure 19.8 Principaux ajustements cardiovasculaires à l'exercice physique.

a) Mise en évidence des réponses cardiovasculaires lors de la période postprandiale

La figure 19.9 permet de suivre les modifications des paramètres circulatoires, en parallèle avec la progression du contenu du tube digestif (appelé chyme) dans les heures qui suivent l'absorption d'un repas (temps 0 sur la figure 19.9).

➤ Augmentation du débit cardiaque, pendant la phase d'anticipation

La phase d'anticipation précède l'arrivée du chyme dans l'estomac. Les modifications concernent alors presque exclusivement le cœur : le volume systolique et la fréquence cardiaque augmentent d'environ 20 %, ce qui conduit à une augmentation du débit cardiaque. Cette activation cardiaque n'est que transitoire. Les seules modifications du fonctionnement vasculaire consistent en une légère diminution du débit sanguin dans les muscles squelettiques et la peau

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

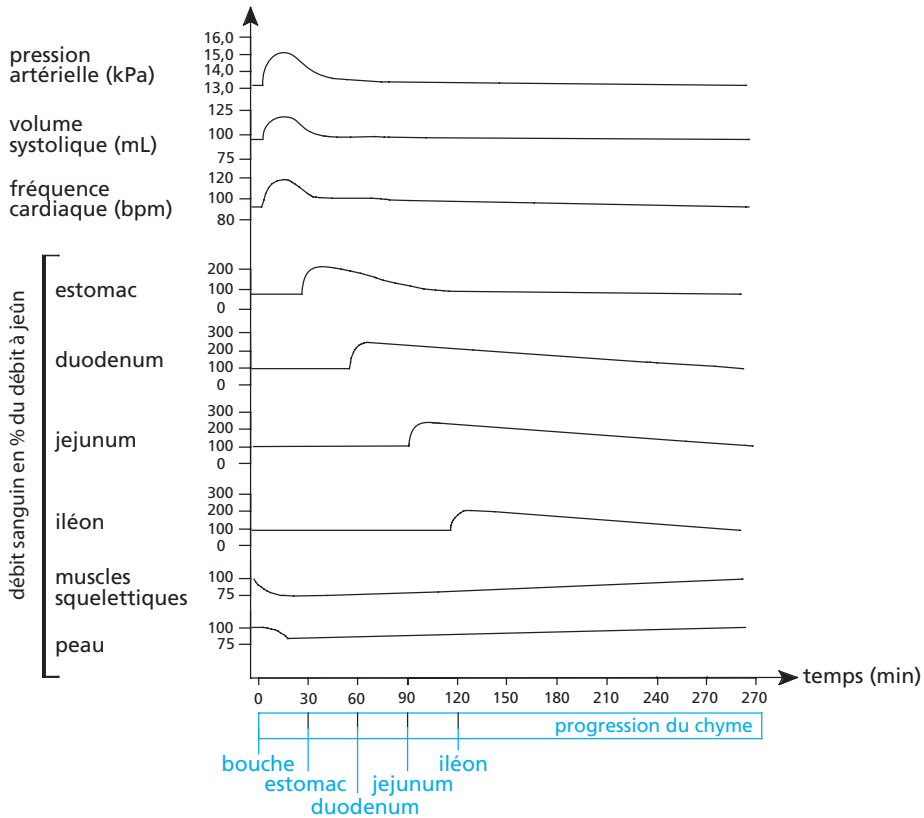


Figure 19.9 Modifications des paramètres circulatoires lors de la période postprandiale.

(environ 25 %). En conséquence la résistance périphérique diminue légèrement, mais pas suffisamment pour contrebalancer l'augmentation du débit cardiaque, et la pression artérielle moyenne augmente un peu.

➤ Redistribution de la masse sanguine de l'organisme, pendant la digestion

Pendant toute cette phase, l'activité cardiaque est peu modifiée par rapport aux conditions de repos. Les débits sanguins dans les muscles et la peau restent diminués ; ils ne reviennent à la normale que progressivement vers la fin de la période de digestion. Au repos, l'intestin reçoit environ 20 % du débit sanguin total ; lors de la période postprandiale, cette valeur est doublée. C'est l'hyperémie postprandiale ; la diminution du débit sanguin dans les muscles et la peau compense, à l'échelle de l'organisme, l'augmentation du débit à travers le tube digestif. Cette réaction progresse le long du tube digestif en suivant l'avancée du chyme. Dans le même temps, la contraction des fibres lisses de la musculaire de la muqueuse intestinale active la circulation lymphatique.

L'état postprandial (comme l'exercice physique) entraîne donc de la part du système circulatoire une réponse adaptative permettant d'augmenter le débit sanguin dans les organes actifs (organes digestifs), au détriment des organes inactifs (peau et muscles). Comme lors de l'exercice physique, la réponse se fait en deux phases dont les mécanismes de contrôle seront étudiés successivement.

b) Contrôle de la phase d'anticipation

Les réponses précoces sont déclenchées par voie nerveuse : l'inhibition des influx efférents cardiomodérateurs parasympathiques et l'activation des influx efférents cardioaccélérateurs orthosympathiques provoquent l'augmentation du débit cardiaque.

Les stimuli efficaces agissent par voie réflexe ; il s'agit des stimuli visuels, olfactifs, et gustatifs en provenance des aliments.

c) Contrôle de l'hyperémie postprandiale

➤ Mise en évidence de l'importance des facteurs locaux dans ce contrôle

L'hyperémie postprandiale se manifeste même sur un intestin dénervé. Le contrôle du débit sanguin intestinal ne se fait donc pas par voie nerveuse.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 1, § 1.5.3b

Lors du passage du chyme, le tube digestif produit des hormones, dont la cholécystokinine qui active la sécrétion pancréatique. Ces hormones ont bien un effet vasodilatateur sur les artérioles intestinales ; mais leurs concentrations physiologiques semblent insuffisantes pour expliquer l'ampleur de l'hyperémie.

L'injection dans l'intestin (même dénervé) de solutions de composés organiques déclenche l'hyperémie. L'efficacité de ces injections dépend de la nature du soluté. Par ordre d'efficacité croissante, lorsque les composés sont introduits séparément dans la lumière intestinale, on trouve : les protéines, certains acides aminés (aspartate, glutamate, glycine), les acides gras à longue chaîne (acide oléique, par exemple), le glucose. L'ajout à l'acide oléique de sels biliaires, qui facilitent l'absorption intestinale des acides gras, augmente l'hyperémie par rapport à l'introduction d'acide oléique seul. En revanche, l'introduction de petites particules solides dans l'intestin est sans effet : l'hyperémie postprandiale se produit donc en réponse à des stimulations chimiques dues à la présence dans la lumière intestinale des produits de la digestion et non à la suite d'une stimulation mécanique.

L'ensemble de ces résultats semble montrer que l'hyperémie postprandiale est déclenchée par des réponses locales consécutives à l'arrivée dans la lumière intestinale des nutriments (comme le glucose) contenus dans le chyme. Comme dans le cas de l'hyperémie active, le contrôle local de la vasomotricité peut se faire suivant deux types de mécanismes.

➤ Contrôle de la vasomotricité par la composition du liquide interstitiel

L'absorption des nutriments à travers l'épithélium intestinal est la conséquence de mécanismes de transports actifs (primaires et secondaires). Le catabolisme oxydatif des cellules intestinales actives est stimulé. Il en résulte les mêmes modifications métaboliques que celles présentées au § 19.1.1c ; celles-ci peuvent alors entraîner directement la relaxation des myocytes lisses de la média artériolaire.

➤ Contrôle de la vasomotricité par les facteurs paracrines endothéliaux

L'introduction d'une solution de glucose dans la lumière intestinale entraîne la production d'oxyde nitrique par les cellules endothéliales des artérioles et par là même une vasodilatation. Les inhibiteurs de la NO synthase empêchent cette réponse. L'activation de cette enzyme par le glucose intestinal est au moins en partie due à l'adénosine dont la concentration augmente dans le liquide interstitiel lorsqu'une solution de glucose est injectée dans l'intestin.

La figure 19.10 récapitule les principaux mécanismes susceptibles de déclencher l'hyperémie postprandiale. La réalité est sans doute beaucoup plus complexe, de nombreuses substances vasodilatatrices étant produites dans l'intestin grêle lors de la digestion.

Dans les deux situations physiologiques étudiées, le contrôle de la fonction circulatoire consiste à répartir le volume sanguin de l'organisme en fonction des besoins des organes. Le cœur met en mouvement un volume de sang limité (5 L) qui est distribué de façon différente suivant l'état physiologique. Ainsi une irrigation des organes adaptée à leur fonctionnement est compatible avec un travail cardiaque minimal.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

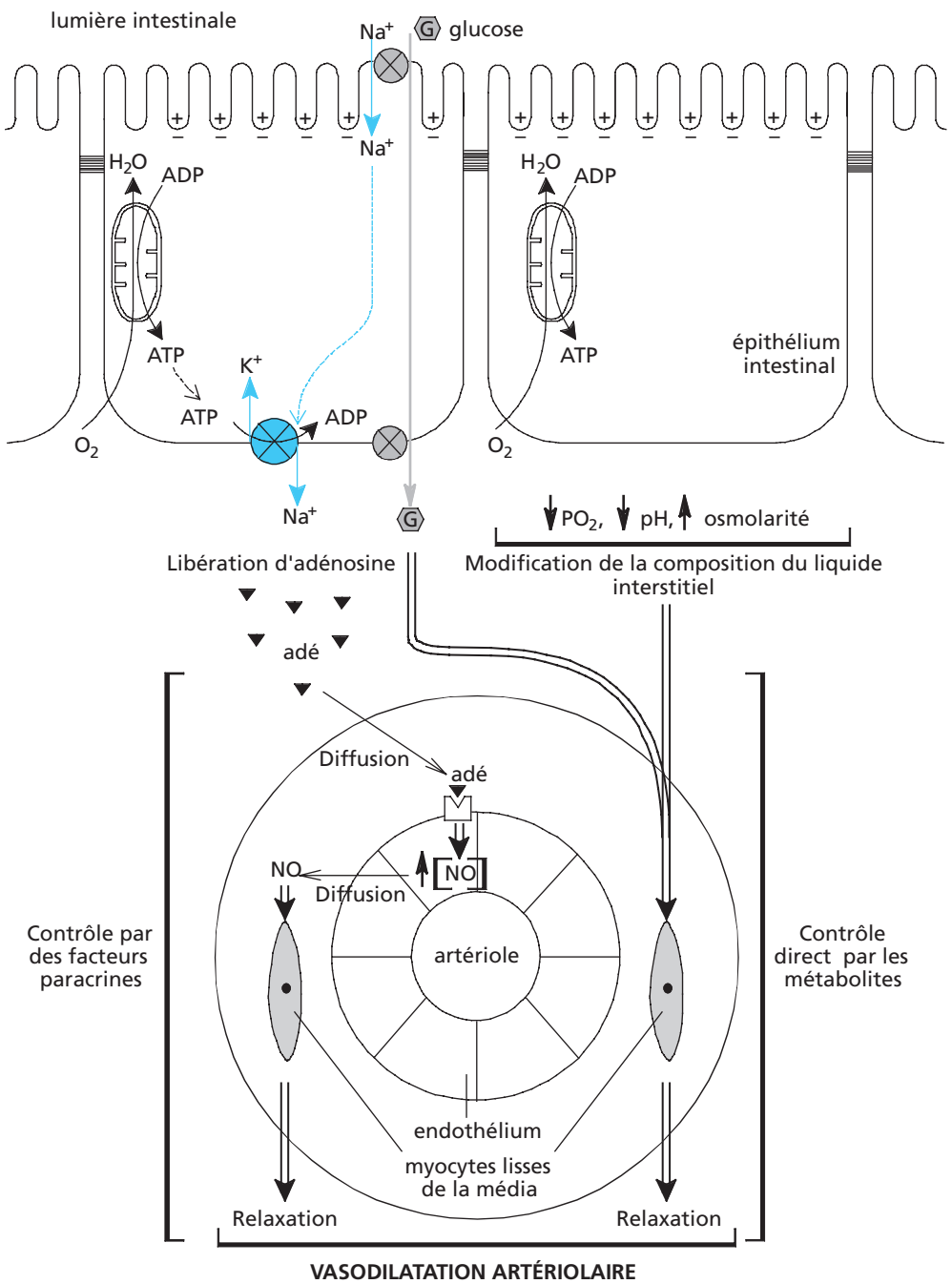


Figure 19.10 Contrôle de l'hyperémie postprandiale.

19.2 RÉGULATION DE LA PRESSION ARTÉRIELLE MOYENNE DE L'ORGANISME

19.2.1 Mise en évidence de la régulation de la pression artérielle

La figure 19.11 présente un exemple d'enregistrement en continu de la pression artérielle au cours d'une journée. En dehors de quelques situations physiologiques précises (changement de position, exercice, état postprandial, sommeil), la pression artérielle varie peu et reste voisine de 16 kPa pour la pression systolique et de 9 kPa pour la pression diastolique. Les variations de pression artérielle associées aux différentes activités de l'organisme sont limitées : la pression systolique n'excède jamais 22 kPa quand le sujet fait de l'exercice physique. Quand la situation physiologique à l'origine de la variation prend fin, la pression artérielle revient aux valeurs de repos. La pression artérielle est donc un **paramètre régulé du milieu intérieur** : ses variations autour d'une valeur de référence, la consigne, sont corrigées par des mécanismes physiologiques.

Deux types de variations peuvent être distingués. L'exercice physique, l'état postprandial, le passage de la station debout à la position couchée (clinostatisme) sont associés à des valeurs de la pression artérielle supérieures à la consigne : on parle alors d'**hypertension**. Le sommeil, le passage de la position couchée à la position verticale (orthostatisme) entraînent au contraire une **hypotension**.

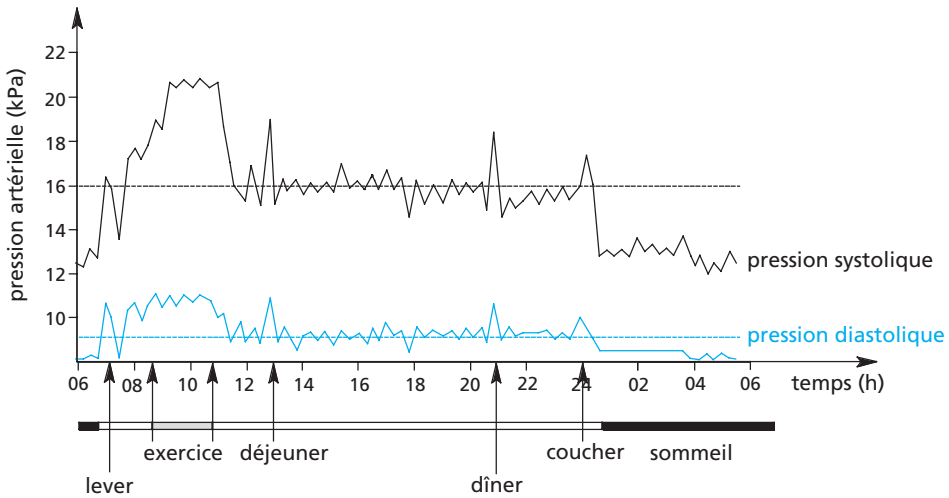


Figure 19.11 Enregistrement en continu de la pression artérielle d'un sujet en bonne santé au cours d'une journée.

Lorsque les valeurs de la pression artérielle sont différentes de la consigne de façon chronique, il s'ensuit un état pathologique dans lequel l'irrigation sanguine de certains organes est perturbée ; dans le cas de l'hypertension chronique, il peut se produire des dommages irréversibles pour le cœur et les vaisseaux (encart 19.1). La régulation de la pression artérielle est donc indispensable au bon fonctionnement de l'appareil circulatoire. Nous allons étudier ces mécanismes régulateurs, en nous limitant, conformément au programme, à ceux qui sont mis en jeu à court terme, c'est-à-dire en quelques secondes, une minute au maximum.

19.2.2 Effecteurs de la régulation

La figure 19.12 précise les conséquences cardiovasculaires de modifications de la pression artérielle consécutives à un changement de position.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

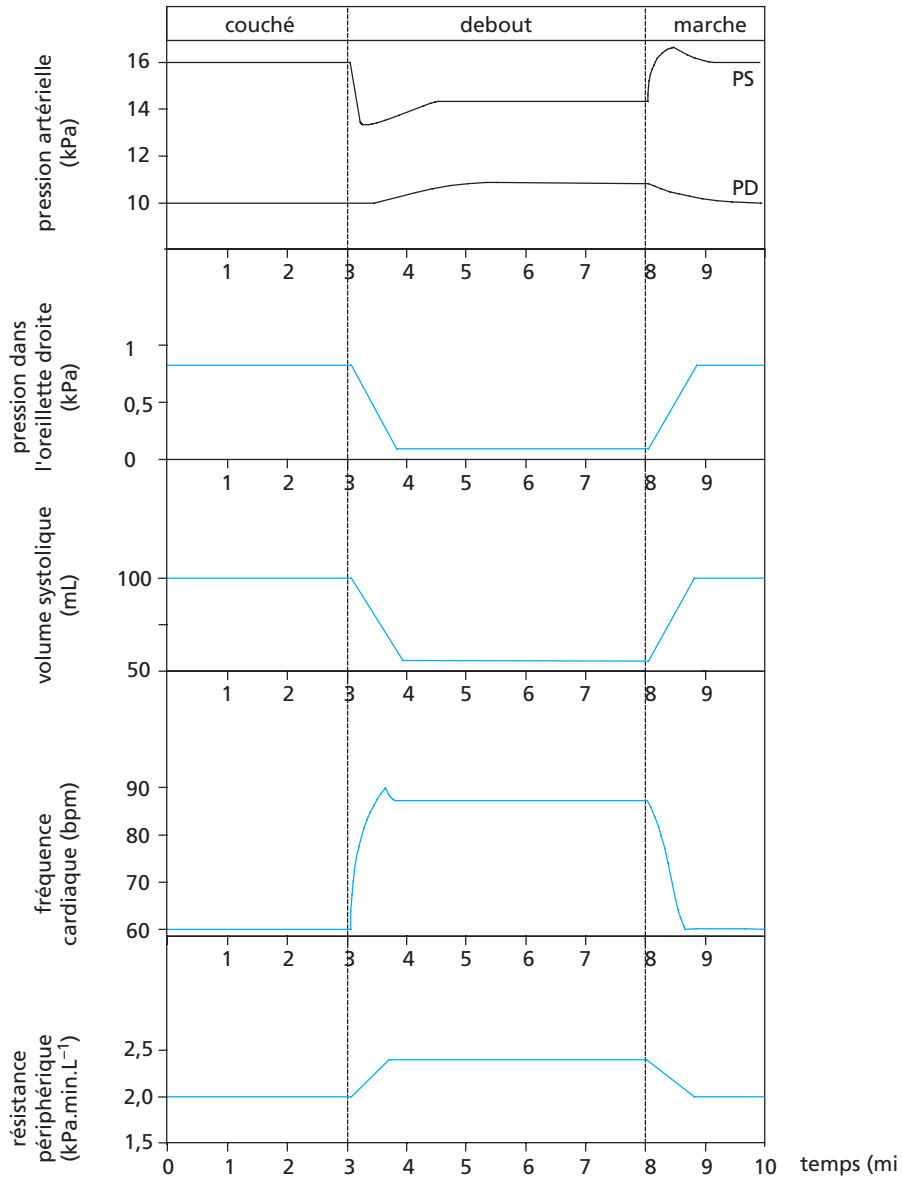


Figure 19.12 Conséquences de la position debout sur les paramètres cardiovasculaires.
La partie centrale de la figure montre les conséquences d'une position debout statique ; la partie droite celles de la marche.

Voir « la pression veineuse », chapitre 18, § 18.3.2b

Voir « Loi de Starling », chapitre 17, § 17.3.1

Lors du passage de la position couchée à la position debout statique, tant que les muscles des membres inférieurs ne sont pas mobilisés, la pompe musculaire n'active pas le retour veineux. La pression sanguine dans l'oreillette droite diminue, entraînant la chute du volume télédiastolique, donc du volume systolique (VS) d'après la loi du cœur de Starling : il s'ensuit une **hypotension orthostatique** (= consécutive à la station debout). L'augmentation de la fréquence cardiaque (FC) et celle de la résistance périphérique vasculaire (RPT) qui sont alors constatées sont des réponses corrigeant (partiellement dans ce cas) la variation de la pression artérielle. En

effet, l'application de la loi de Poiseuille (relation 19.2) au système artériel permet de se rendre compte que l'augmentation de FC et RPT est de nature à s'opposer à la baisse initiale de VS.

$$PAM = VS \,.\, FC \,.\, RPT \qquad (19.2)$$

Quand le sujet se met à marcher, les muscles des membres inférieurs se contractent et la pression qu'ils exercent sur le sang des veines augmente le retour veineux et la pression sanguine auriculaire ; le volume systolique augmente d'après la loi de Starling et revient à la valeur initiale. Les réponses cardiovasculaires à l'hypotension orthostatique cessent ; la pression artérielle revient à la valeur de repos après une brève hypertension transitoire.

On peut ainsi définir une **régulation physiologique** comme un ensemble de réponses déclenchées par la variation d'un paramètre du milieu intérieur (paramètre régulé) et corrigeant (partiellement ou totalement) cette variation.

Le cœur et les vaisseaux doués de vasomotricité (artérioles et veines) constituent donc les deux effecteurs de la régulation à court terme de la pression artérielle. Nous étudierons successivement les deux modes de commande possibles (nerveux et hormonal) de ces effecteurs.

ENCART 19.1

Hypertension et hypotension chroniques

L'hypertension artérielle (HTA) est définie par une élévation permanente des valeurs de la pression artérielle au-dessus de 140 mmHg pour la pression systolique ou de 90 mmHg pour la pression diastolique. La plupart du temps, elle ne s'accompagne d'aucun trouble immédiat. Mais elle aboutit, quand elle n'est pas traitée, au bout de 10 à 20 ans, à la survenue d'un grave accident vasculaire, cardiaque ou cérébral. Les limites supérieures de la pression artérielle jugée normale ont été retenues parce que leur franchissement constitue un risque majeur de maladies cardiovasculaires qui représentent la première cause de mortalité du dernier tiers de la vie humaine, dans les pays industrialisés.

À court terme, une tension artérielle très élevée peut entraîner des atteintes neurologiques ou un œdème du poumon. À long terme, l'hypertension artérielle favorise l'athérosclérose, augmente le travail cardiaque et peut entraîner l'insuffisance cardiaque ou rénale. C'est une maladie multifactorielle qui résulte de l'interaction entre de très nombreux gènes et des facteurs de l'environnement. L'augmentation de la pression artérielle avec l'âge est une conséquence inévitable de la diminution d'élasticité des artères, mais une alimentation riche en graisse, en sel, une consommation excessive d'alcool, le manque d'activité physique, le surpoids, le stress sont autant de facteurs aggravants. La prévention de l'hypertension artérielle passe donc par une hygiène de vie. Il existe une grande diversité de médicaments hypotenseurs. Par exemple, les diurétiques diminuent le volume sanguin, les β-bloquants diminuent le débit cardiaque, les antagonistes calciques diminuent la résistance périphérique totale en bloquant l'entrée du calcium dans les myocytes lisses.

À l'inverse, le fait d'avoir en permanence une pression artérielle inférieure à la valeur moyenne (hypotension chronique) ne constitue pas un risque majeur pour la santé et n'est pas considéré comme un problème sauf si cela entraîne des malaises liés principalement à une baisse de la pression de perfusion de l'encéphale. Les malaises surviennent le plus souvent lors d'un passage brutal à la position debout (hypotension orthostatique) ou après un repas (hypotension postprandiale). L'hypotension peut aussi être consécutive à certaines pathologies (hémorragie, déshydratation, insuffisance cardiaque). Les personnes souffrant d'épisodes d'hypotension non liés à une autre pathologie peuvent essayer de les prévenir en changeant certaines de leurs habitudes de vie (s'hydrater, manger un peu plus salé, éviter de se lever brusquement, limiter l'activité après un repas). Les médicaments qui activent le système orthosympathique peuvent parfois être prescrits sous surveillance étroite, pour éviter la survenue d'une hypertension.

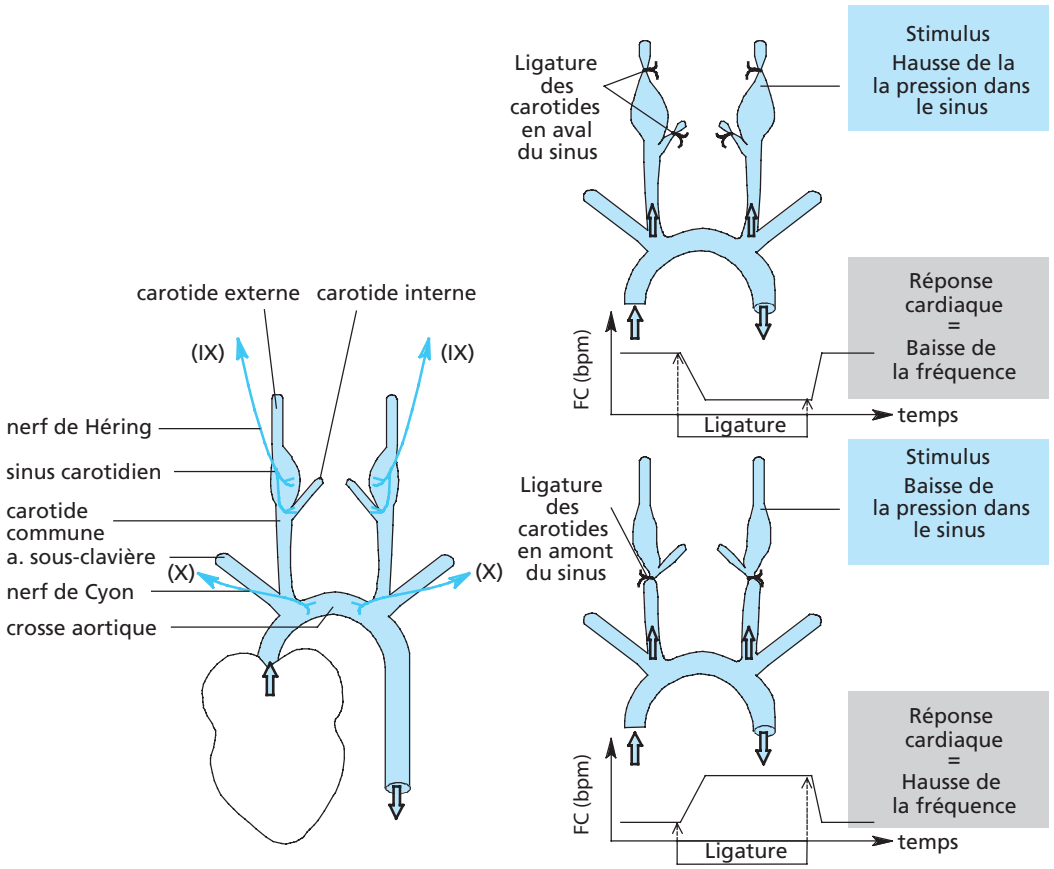
© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

19.2.3 Régulation nerveuse de la pression artérielle : le baroréflexe

a) Détecteurs des variations du paramètre régulé : les barorécepteurs

➤ Mise en évidence des barorécepteurs artériels

De l'aorte se détachent, peu après sa sortie du cœur, les deux artères carotides qui irriguent la tête. Dans le cou, chacune bifurque ; à ce niveau, la paroi de la carotide est plus mince qu'ailleurs et particulièrement riche en terminaisons nerveuses ramifiées. Ces deux zones (droite et gauche) constituent les sinus carotidiens (figure 19.13a). La figure 19.13b présente les résultats de deux types de ligatures des sinus carotidiens chez un mammifère.



(a) Localisation des barorécepteurs artériels dans la circulation systémique

(b) Expériences de ligature du sinus carotidien

Figure 19.13 Mise en évidence du rôle des sinus carotidiens dans la régulation de la pression artérielle.

Lorsque les ligatures sont pratiquées en amont des sinus (ce qui entraîne une diminution de la pression artérielle dans le sinus), on obtient une augmentation du débit cardiaque et une vasoconstriction (non représentée sur la figure) qui tendent à augmenter la pression artérielle moyenne. Cette expérience reproduit ce qui se passe naturellement quand un être humain se met debout.

À l'inverse, si les ligatures sont pratiquées en aval du sinus (ce qui augmente la pression artérielle dans le sinus), le débit cardiaque diminue et le rayon des artérioles augmente entraînant une diminution de la pression artérielle moyenne.

Ainsi toute variation de la pression artérielle dans les sinus carotidiens déclenche des mécanismes correcteurs comme si la pression artérielle moyenne de l'organisme avait été modifiée. La paroi des sinus carotidiens contient des barorécepteurs, c'est-à-dire des terminaisons nerveuses sensibles à la pression. Il existe dans la crosse aortique une zone semblable aux sinus carotidiens. Les barorécepteurs aortiques et carotidiens détectent ainsi les variations de la pression artérielle juste à la sortie du cœur. Comment l'information correspondante est-elle transmise aux autres organes impliqués dans la régulation de la pression artérielle ?

➤ Codage de l'information en fréquence de potentiels d'action

En enregistrant la différence de potentiel transmembranaire d'une des fibres qui se détachent de la paroi d'un sinus carotidien, on constate que la fréquence des potentiels d'action de cette fibre est une fonction croissante de la pression artérielle qui règne dans le sinus carotidien (figure 19.14). Les barorécepteurs de la paroi du sinus carotidien sont d'autant plus étirés que la pression transmurale artérielle est élevée. La membrane plasmique de ces terminaisons nerveuses contient des canaux ioniques mécanodépendants : au-delà d'un certain seuil d'étirement, les flux ioniques à travers ces canaux génèrent des potentiels d'action. La fréquence des potentiels d'action d'une fibre baroréceptrice code ainsi la valeur de l'étirement qu'elle subit, fonction de la pression transmurale à son niveau.

Les barorécepteurs carotidiens déchargent pour une gamme de pression artérielle moyenne qui encadre la valeur de repos (autour de 12 kPa). De petites variations de la pression artérielle autour de cette valeur entraînent des variations importantes de la fréquence de décharge ; ceci permet un codage très fin des variations autour de la valeur physiologique de référence. Ainsi, l'hypotension orthostatique entraîne une baisse de la fréquence de décharge des fibres issues des barorécepteurs carotidiens.

Les barorécepteurs aortiques présentent des propriétés voisines, avec une gamme de sensibilité légèrement différente puisqu'ils déchargent pour des pressions artérielles moyennes plus élevées que les barorécepteurs carotidiens. Tous les barorécepteurs artériels sont également sensibles à la pression différentielle : à pression artérielle moyenne constante, la fréquence de décharge augmente avec la pression différentielle.

La figure 19.14 montre que chez un sujet hypertendu (courbe bleue), la zone de sensibilité des barorécepteurs est décalée vers les pressions plus élevées. La pression artérielle moyenne de référence (12 kPa) est alors codée avec une plus faible fréquence que chez un sujet normal ; elle est ainsi détectée comme une valeur d'hypotension. Ce phénomène constitue **l'adaptation** des récepteurs.

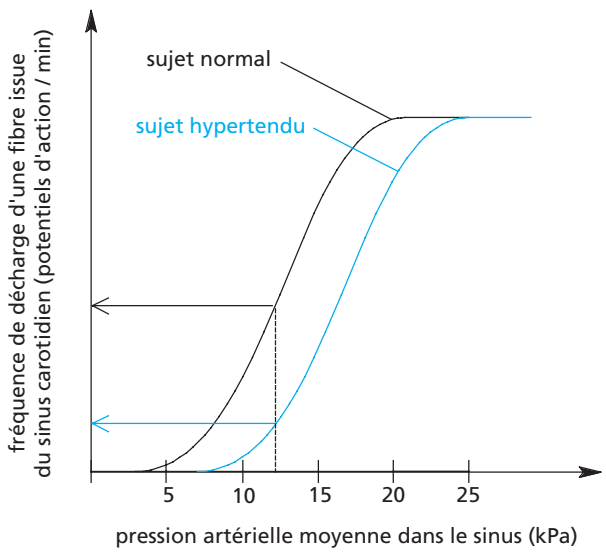


Figure 19.14 Relation entre la fréquence de décharge d'une fibre issue de la paroi du sinus carotidien (nerf de Héring) et la pression artérielle dans le sinus carotidien correspondant.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

b) Voies nerveuses afférentes

Les fibres nerveuses qui se détachent de la paroi des sinus carotidiens font partie de la neuvième paire de nerfs crâniens ; elles constituent les nerfs de Héring (droit et gauche). Celles qui se détachent des barorécepteurs aortiques constituent une branche des nerfs X, les nerfs de Cyon (figure 19.13). Pour déterminer le rôle de ces nerfs, on procède à des expériences de section suivie de stimulations, suivant le protocole précédemment présenté à propos de l'innervation cardiaque efférente.

Voir « expériences de section puis stimulation », chapitre 17 § 17.3.2b

Lors de la stimulation du bout périphérique (relié au sinus carotidien ou à la paroi aortique), il ne se passe rien. Lorsque le bout central de l'un de ces nerfs est stimulé, le débit cardiaque diminue et le diamètre artériolaire augmente. Les nerfs de Héring et les nerfs de Cyon conduisent donc une information afférente : des barorécepteurs vers les centres nerveux ; il s'ensuit la mise en jeu des mécanismes de commande des effecteurs comme si la pression avait augmenté dans les grosses artères systémiques. La simple section de ces nerfs, sans stimulation, entraîne une hausse du débit cardiaque et une vasoconstriction : l'arrêt de la transmission aux centres cardiovasculaires des potentiels d'action en provenance des barorécepteurs est interprété comme une hypotension, entraînant la mise en œuvre des réponses correctrices.

c) Voies de commande des effecteurs

Voir chapitre 17 § 17.3.2 et chapitre 18, § 18.1.2c

Celles-ci ont été vues lors des chapitres précédents. Il s'agit :

- de l'innervation cardiaque parasympathique et orthosympathique ;
- de l'innervation orthosympathique de la média artériolaire.

Lorsque les barorécepteurs artériels détectent une hypotension, orthostatique, par exemple, on enregistre une baisse de la fréquence des potentiels d'action dans les fibres parasympathiques (dont l'effet est cardiomodérateur) et une hausse de la fréquence des potentiels d'action dans les fibres orthosympathiques (dont l'effet est cardiostimulateur ou vasoconstricteur). La figure 19.15a montre ainsi que la réponse des effecteurs à une hypotension détectée par les barorécepteurs artériels est une augmentation du débit cardiaque et une vasoconstriction qui corrigent la variation initiale.

d) Organisation centrale

Nous venons de voir que lors d'une hypotension, la diminution de la fréquence des potentiels d'actions dans une fibre afférente, issue d'un des barorécepteurs artériels, entraîne à la fois une activation des fibres orthosympathiques et une inhibition des fibres parasympathiques. Cela est possible grâce à l'existence, dans les centres nerveux cardiovasculaires, d'un interneurone établissant une synapse inhibitrice entre les neurones sensitifs et les neurones orthosympathiques (figure 19.15a).

e) Bilan : réflexe régulateur

Lorsqu'il se produit une variation de la pression artérielle, celle-ci est corrigée (partiellement ou totalement) en quelques secondes par un mécanisme appelé réflexe, au cours duquel l'information intercellulaire transite des **récepteurs** qui détectent la variation initiale vers les **centres nerveux intégrateurs** par les **voies nerveuses afférentes** (ou sensitives) ; les centres nerveux élaborent un message qui est transmis aux **effecteurs** via les **voies nerveuses efférentes** (motrices dans le cas de la régulation de la pression artérielle). Il existe de très nombreuses réponses réflexes, comprenant toujours les cinq types de structures énoncées ci-dessus (figure 19.15b). Le réflexe de régulation de la pression artérielle est connu sous le nom de baroréflexe.

Lors d'une hypotension (par exemple, celle qui fait suite au passage de la position couchée à la station debout) le baroréflexe fonctionne comme représenté sur la figure 19.15a. Lors d'une hypertension, le baroréflexe fonctionne en sens inverse de celui représenté : les messages afférents consistent en une augmentation de la fréquence de décharge dans les fibres issues des barorécepteurs et les réponses des effecteurs sont une diminution du débit cardiaque et une vasodilatation.

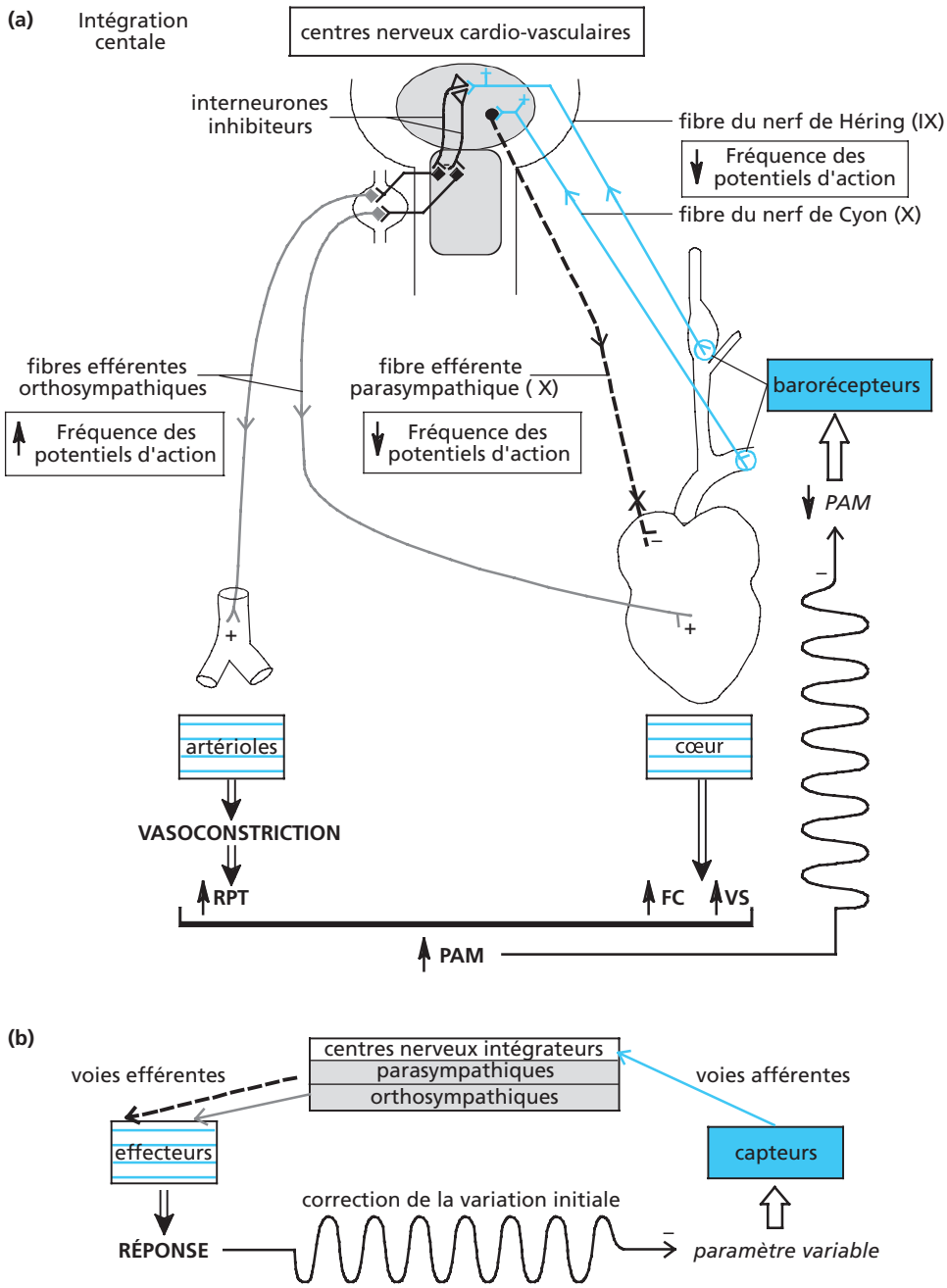


Figure 19.15 Régulation nerveuse de la pression artérielle.

(a) Schéma récapitulatif du baroréflexe en réponse à une hypotension. **(b)** Les constituants d'une boucle de régulation nerveuse.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Lors d'un exercice, ce mécanisme correcteur de la pression artérielle n'empêche pas l'hypertension de se produire, car le seuil de détection des barorécepteurs artériels est augmenté. De plus, des influx nerveux issus de l'encéphale inhibent les messages efférents parasympathiques cardiomodérateurs et renforcent les influx orthosympathiques cardiostimulateurs et vasoconstricteurs. Le résultat en est une inhibition du baroréflexe au cours d'un exercice musculaire. Enfin, d'autres mécanismes régulateurs interviennent pour contrôler la circulation, notamment ceux de la température.

En dehors de situations physiologiques particulières comme l'exercice physique, le baroréflexe permet une régulation très rapide de la pression artérielle (en quelques secondes, une minute, tout au plus). Son action est complétée par des mécanismes hormonaux.

19.2.4 Régulation hormonale à court terme de la pression artérielle

Nous nous limiterons à l'étude des sécrétions hormonales contrôlées par le baroréflexe. Lorsqu'une augmentation de la pression artérielle est détectée par les barorécepteurs artériels, la concentration plasmatique d'adrénaline diminue ; elle augmente au contraire, lors d'une hypotension.

a) Contrôle de la sécrétion d'adrénaline par le baroréflexe

L'activation du système orthosympathique consécutive à une hypotension (orthostatique, par exemple) entraîne une augmentation de la fréquence des potentiels d'action sur les fibres des nerfs splanchniques innervant les glandes médullosurrénales. La sécrétion d'adrénaline en est augmentée, ce qui renforce la réponse régulatrice du cœur (figure 19.16). Si la stimulation des médullosurrénales est modérée, l'adrénaline à faible et moyenne concentration entraîne une vasoconstriction artériolaire sauf dans les muscles squelettiques et le cœur : la résistance périphérique varie peu. Si la concentration d'adrénaline devient élevée, l'effet α-adrénergique l'emporte partout, ce qui augmente la résistance périphérique et renforce la correction de l'hypotension.

Voir « contrôle hormonal de la vasomotricité », chapitre 18 § 18.1.2c

b) Contrôle de la sécrétion d'adrénaline lors d'un exercice physique

Lors d'un exercice physique, la fréquence des potentiels d'action sur les fibres des nerfs splanchniques tient compte de l'intégration par les centres orthosympathiques des messages afférents en provenance des barorécepteurs artériels (réglés sur une valeur consigne plus élevée qu'au repos) et des chimio- et mécanorécepteurs musculaires. La sécrétion d'adrénaline est alors augmentée malgré l'existence d'une hypertension transitoire. Le fait que l'adrénaline à faible et moyenne concentration change peu ou même diminue la résistance périphérique totale permet de stimuler l'activité cardiaque sans augmenter davantage la pression artérielle.

Lors d'un exercice physique la valeur de la pression artérielle moyenne dépend à la fois de l'adaptation des circulations locales aux conditions créées par l'activité musculaire et des mécanismes régulateurs déclenchés par la détection des variations de ce paramètre par les barorécepteurs artériels.

L'intégration des différents messages nerveux, hormonaux, paracrines par les cellules effectrices de la régulation permet un ajustement des paramètres circulatoires aux besoins locaux des cellules tout en maintenant la valeur de la pression artérielle moyenne de l'organisme dans les limites physiologiques.

Ce chapitre a permis d'étudier un exemple de **boucle de régulation** : c'est-à-dire un ensemble de réponses physiologiques, déclenchées par la variation d'un paramètre de l'organisme (appelé **paramètre régulé**), dont l'effet est de corriger la variation initiale. Une boucle de régulation constitue une **rétroaction négative** (ou *feed-back* négatif). La variation du paramètre régulé est détectée par des **capteurs**, qui dans l'exemple étudié ici, sont des récepteurs sensoriels. La réponse est due aux organes **effecteurs** (ici le cœur et les fibres lisses des vaisseaux). L'information circule des capteurs aux effecteurs par voie nerveuse, s'il s'agit d'un réflexe ; la corrélation peut aussi être strictement hormonale ou nerveuse et hormonale (comme dans le mécanisme de la figure 19.16). En physiologie animale, le terme

Voir « divers types de corrélations », figure de synthèse, chapitre 10

de « régulation » n'est pas synonyme de contrôle ; la pression artérielle est **régulée,** mais le fonctionnement du cœur est **contrôlé** dans le cadre de cette régulation.
La notion de boucle de régulation est extrêmement importante en physiologie des mammifères. De nombreux paramètres du milieu intérieur sont régulés : la température, la glycémie, le pH, le volume sanguin, par exemple. Le milieu intérieur des mammifères s'oppose au milieu de vie des organismes (milieu extérieur) par sa relative constance.

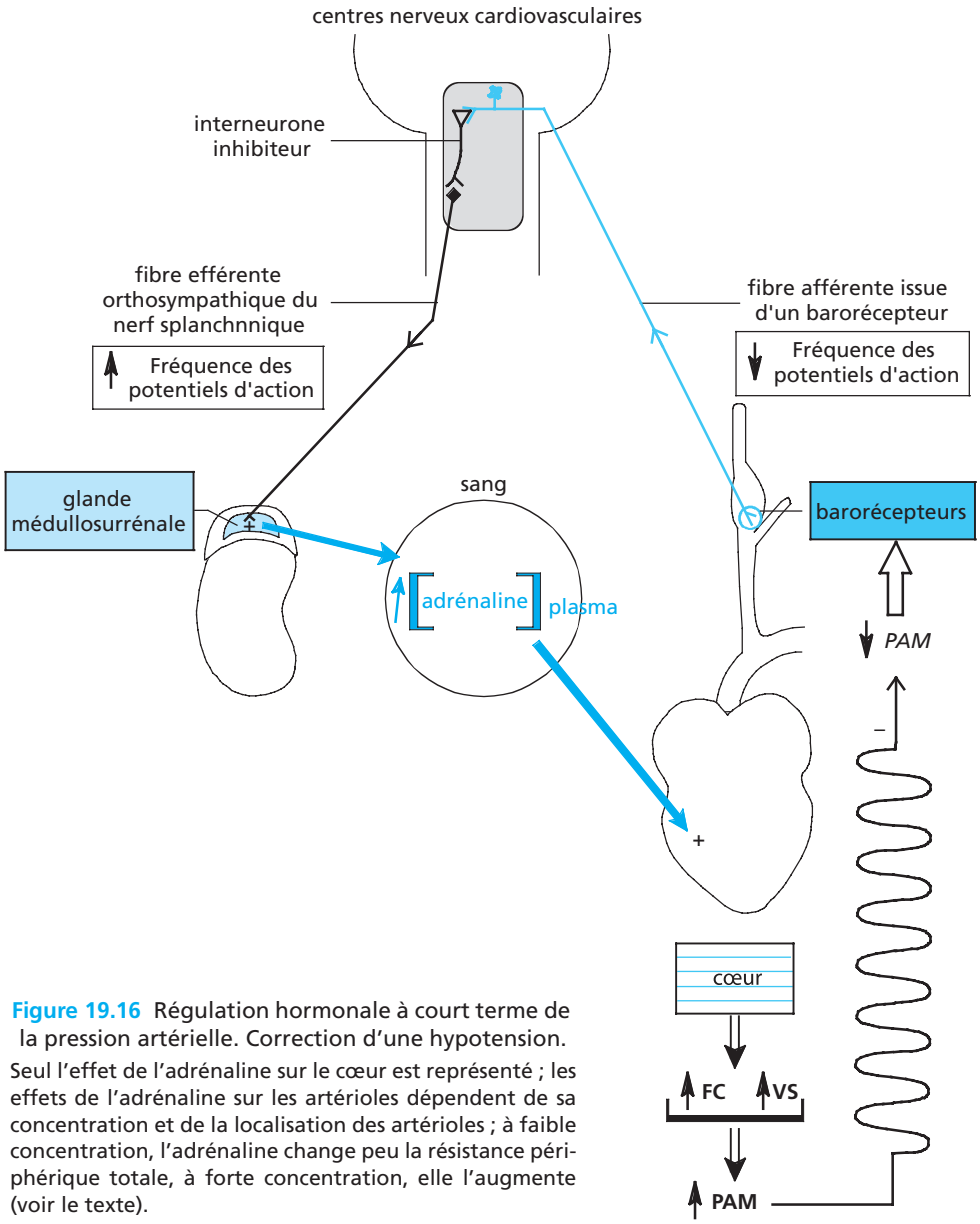


Figure 19.16 Régulation hormonale à court terme de la pression artérielle. Correction d'une hypotension.
Seul l'effet de l'adrénaline sur le cœur est représenté ; les effets de l'adrénaline sur les artérioles dépendent de sa concentration et de la localisation des artérioles ; à faible concentration, l'adrénaline change peu la résistance périphérique totale, à forte concentration, elle l'augmente (voir le texte).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

RÉVISER

L'essentiel

Les différentes activités de l'organisme influencent la fonction circulatoire. Lors d'un exercice physique, on note une augmentation de la fréquence cardiaque et du volume systolique et une redistribution du sang vers les muscles squelettiques actifs et le myocarde, au détriment des territoires abdominaux et des reins. Après un repas, il se produit surtout une augmentation du débit sanguin à travers le tube digestif au détriment des muscles et de la peau. Ces modifications sont déclenchées par voie nerveuse avant même que l'activité ne soit effective, au cours d'une phase d'anticipation (tableau de synthèse).

Au cours de la phase d'activité, le contrôle nerveux est prédominant pour le cœur : ainsi, lors d'un exercice, l'activation du système orthosympathique et l'inhibition du système parasympathique contribuent à l'augmentation du débit cardiaque. Le débit sanguin à travers un organe dépend essentiellement du diamètre de ses artérioles, lui-même déterminé par l'état de contraction des fibres lisses de la média. Trois types de contrôle agissent à ce niveau. Un contrôle nerveux, dû au système orthosympathique vasoconstricteur, s'exerce de façon identique dans tous les organes ; il tend à réduire le débit artériolaire et à augmenter la résistance périphérique. Le contrôle hormonal par l'adrénaline de la glande médullosurrénale a un effet différent sur les artérioles des muscles squelettiques et cardiaque et sur celles des autres territoires : en effet, à faible et moyenne concentration, l'adrénaline déclenche une vasodilatation dans les muscles et le cœur et une vasoconstriction dans les autres organes. Enfin un contrôle local entraîne une vasodilatation dans les territoires en activité ; il est dû d'une part à la variation de facteurs physicochimiques consécutive à l'activité métabolique des cellules (hypoxie, baisse du pH, augmentation de l'osmolarité du liquide interstitiel), d'autre part à la production par l'endothélium artériolaire d'oxyde nitrique, agent paracrine entraînant le relâchement des muscles lisses de la média.

De telles modifications du débit cardiaque et de la résistance périphérique vasculaire ne sont pas sans conséquence sur la pression artérielle moyenne. Ainsi, par exemple, le fait de se mettre debout provoque une hypotension et l'exercice physique provoque une hypertension. Dans les conditions normales, les variations de la pression artérielle sont corrigées par des mécanismes régulateurs. Le baroréflexe est efficace à court terme (quelques secondes) : les variations de la pression artérielle sont détectées par les barorécepteurs aortiques et carotidiens ; l'information nerveuse afférente est transmise respectivement par les nerfs de Cyon et de Héring aux centres intégrateurs cardiovasculaires ; le message nerveux efférent est transmis au cœur et aux vaisseaux par le système nerveux végétatif. Ainsi, lors d'une hypotension, l'innervation parasympathique du cœur est inhibée alors que l'innervation orthosympathique du cœur et des vaisseaux est activée, entraînant une hausse du débit cardiaque et de la résistance périphérique qui s'opposent à la variation initiale de la pression artérielle. Le baroréflexe contrôle aussi la sécrétion d'adrénaline par les glandes médullosurrénales.

Divers mécanismes interagissent avec le fonctionnement du baroréflexe. En cas d'hypertension chronique, le niveau de référence des barorécepteurs est augmenté. Il en est de même lors d'un exercice physique au cours duquel il se produit en plus une inhibition des messages efférents par des centres nerveux autres que les centres cardiovasculaires. De plus des mécanismes régulateurs d'autres paramètres du milieu intérieur peuvent contrôler les circulations locales

Mots-clés

- anticipation
- barorécepteurs
- boucle de régulation
- détecteurs
- effecteurs
- hyperémie
- intégration
- oxyde nitrique
- réflexe
- voie afférente
- voie efférente

RÉVISER

L'essentiel (suite)

(par exemple la thermorégulation contrôle la circulation cutanée). Dans chaque situation, les cellules effectrices (cellules myocardiques, sinusales, lisses) intègrent les différents messages nerveux, hormonaux, ou paracrines qu'elles reçoivent.
Le contrôle de la fonction circulatoire permet donc à la fois de répartir la masse sanguine en fonction des besoins des organes et de réguler les variations de la pression artérielle consécutives aux modifications des débits locaux.

Attention

- Distinguez bien contrôle et régulation.
- Repérez le rôle joué par les constituants d'une boucle de régulation.
- Entraînez-vous à représenter le fonctionnement de la boucle de régulation de la pression artérielle en réponse aux deux types de variations (hypo- ou hypertension).
- Sachez caractériser expérimentalement voies nerveuses afférente et efférente.
- Faites l'inventaire des messagers entraînant une vasodilatation artériolaire et ceux entraînant une vasoconstriction artériolaire.

TABLEAU DE SYNTHÈSE ADAPTATION DE LA FONCTION CIRCULATOIRE À DEUX SITUATIONS PHYSIOLOGIQUES.

	Adaptation à l'exercice physique	Adaptation à l'état postprandial
STIMULI DECLENCHANT L'ADAPTATION	**Mécaniques** : variations de longueur du muscle actif. **Chimiques** : composition du liquide interstitiel au voisinage des mycocytes squelettiques.	**Chimiques** : composition du chyme et du liquide interstitiel au voisinage des entérocytes.
DÉTECTION DES STIMULI	**Récepteurs sensoriels** : mécanorécepteurs et chimiorécepteurs musculaires.	**Cellules sécrétrices** du facteur paracrine : cellules de l'endothélium artériolaire
CIRCULATION DE L'INFORMATION VERS LES EFFECTEURS	**Voies nerveuses** : **afférentes** des récepteurs aux centres, **efférentes** parasympathique (inhibée) et orthosympathique (activée) (figure 19.8) **Voie hormonale** : activation de la sécrétion **d'adrénaline** par stimulation orthosympathique de la glande médullosurrénale (figure 19.8). **Voie paracrine** : activation de la production de **NO** par des modifications locales au voisinage des cellules endothéliales des artérioles musculaires (figure 19.6)	**Voie paracrine :** activation de la production de **NO** par des modifications locales au voisinage des cellules endothéliales des artérioles intestinales (figure 19.10)
EFFECTEURS	Coeur ; artérioles et veines de l'ensemble de l'organisme	Artérioles intestinales
RÉPONSES	Augmentation du débit cardiaque Vasodilatation des artérioles des muscles squelettiques et du myocarde. Vasoconstriction des artérioles des autres organes. Veinoconstriction	Vasodilatation des artérioles intestinales.
CONSÉQUENCES SUR LA PRESSION ARTÉRIELLE MOYENNE	Légère hypertension	Très faible hypertension

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

S'ENTRAÎNER

QCM

1. Lors d'un exercice physique, les paramètres suivants augmentent :
❑ a. le volume télédiastolique, ❑ b. le volume systolique, ❑ c. la résistance périphérique totale, ❑ d. la pression artérielle diastolique, ❑ e. la pression artérielle systolique.

2. L'oxyde nitrique est :
❑ a. une hormone gazeuse, ❑ b. un vasodilatateur, ❑ c. un messager intercellulaire, ❑ d. un activateur enzymatique.

3. Les facteurs suivants activent la production d'oxyde nitrique par l'endothélium vasculaire :
❑ a. l'activation de l'innervation parasympathique des vaisseaux, ❑ b. la baisse du pH du liquide interstitiel, ❑ c. l'augmentation de la concentration calcique dans le liquide interstitiel, ❑ d. la noradrénaline, ❑ e. l'acétylcholine, ❑ f. la hausse du débit sanguin dans le vaisseau.

4. Les substances suivantes augmentent la résistance périphérique totale :
❑ a. l'acétylcholine, ❑ b. l'adrénaline, ❑ c. la noradrénaline, ❑ d. l'oxyde nitrique.

5. Les barorécepteurs carotidiens :
❑ a. sont des capteurs de la boucle de régulation à court terme de la pression artérielle, ❑ b. ne déchargent pas en dessous d'une pression artérielle moyenne de 10 kPa, ❑ c. s'adaptent en quelques semaines à des valeurs supérieures à la consigne, ❑ d. provoquent une diminution du débit cardiaque quand une hausse de la pression artérielle est détectée à leur niveau.

6. Lors de la digestion, les mécanismes suivants contribuent à l'augmentation du débit sanguin à travers l'intestin :
❑ a. inhibition de l'innervation orthosympathique des artérioles du tube digestif, ❑ b. réflexe déclenché par la stimulation mécanique exercée par le contenu intestinal, ❑ c. modifications de la composition du liquide interstitiel au voisinage des cellules de l'épithélium intestinal, ❑ d. activation de l'innervation orthosympathique de l'endothélium artériolaire, ❑ e. relaxation des myocytes lisses artériolaires par l'oxyde nitrique.

7. Lorsqu'une personne se met debout :
❑ a. la pression diastolique augmente, ❑ b. le volume du sang dans les jambes augmente, ❑ c. le débit cardiaque augmente, ❑ d. la résistance périphérique totale augmente.

Question de synthèse

À partir de l'exemple de la pression artérielle, dégager la notion de boucle de régulation.

Analyse de documents

Exercice 19.1 : Contrôle de la vasomotricité des artérioles coronaires

Des artérioles coronaires isolées de cœur de porc sont reliées à un réservoir par une canule à chacune de leurs extrémités (figure 19.17a).

Dans une première série d'expériences, les deux réservoirs sont à la même hauteur : le débit artériolaire est alors nul. La pression transmurale est progressivement augmentée ; la figure 19.17b montre les effets de cette augmentation sur le diamètre d'artérioles intactes et d'artérioles dont l'endothélium a été retiré.

Dans une deuxième série d'expériences, l'un des réservoirs est surélevé alors que l'autre est abaissé de la même hauteur. La manœuvre crée un gradient de pression entre les deux extrémités du vaisseau ; le liquide peut circuler dans l'artériole. La figure 19.17c montre les effets de l'augmentation de ce gradient de pression sur le diamètre d'artérioles intactes et d'artérioles dont l'endothélium a été retiré.

1. Quel est l'effet de l'augmentation de la pression transmurale sur le diamètre des artérioles isolées ? Que cherche-t-on à savoir en recommençant l'expérience avec des artérioles dépourvues d'enthothélium ? Proposez un mécanisme pour expliquer cette réponse.

2. Comparez les réponses artériolaires obtenues dans les deux séries d'expériences ; interprétez ces résultats.

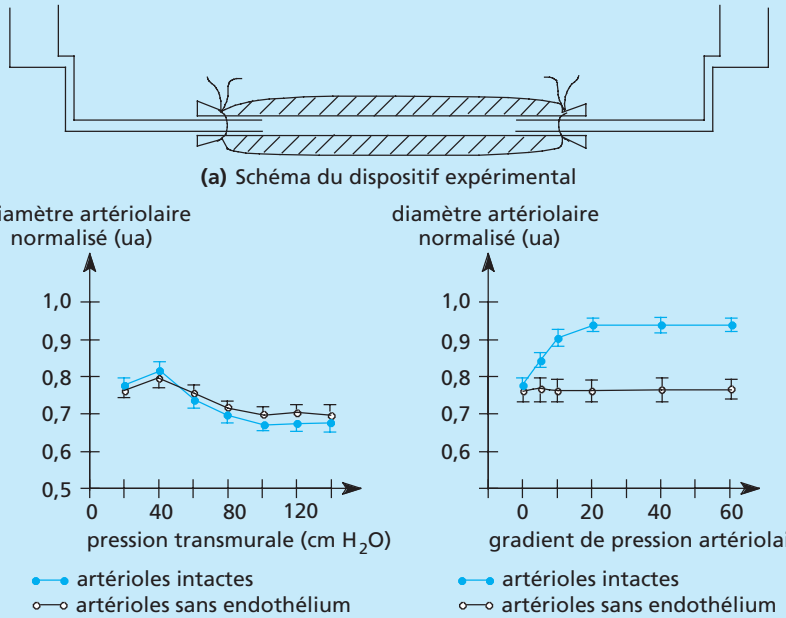


Figure 19.17 Contrôle de la vasomotricité des artérioles coronaires.

Exercice 19.2 : Réponses des fibres sympathiques aux variations de pression dans le sinus carotidien

L'activité globale d'un des nerfs orthosympathiques cardiaques a été enregistrée à la suite de deux modifications de la pression dans le sinus carotidiens (figure 19.18). Analysez ces résultats et réalisez un schéma fonctionnel des mécanismes ainsi déclenchés.

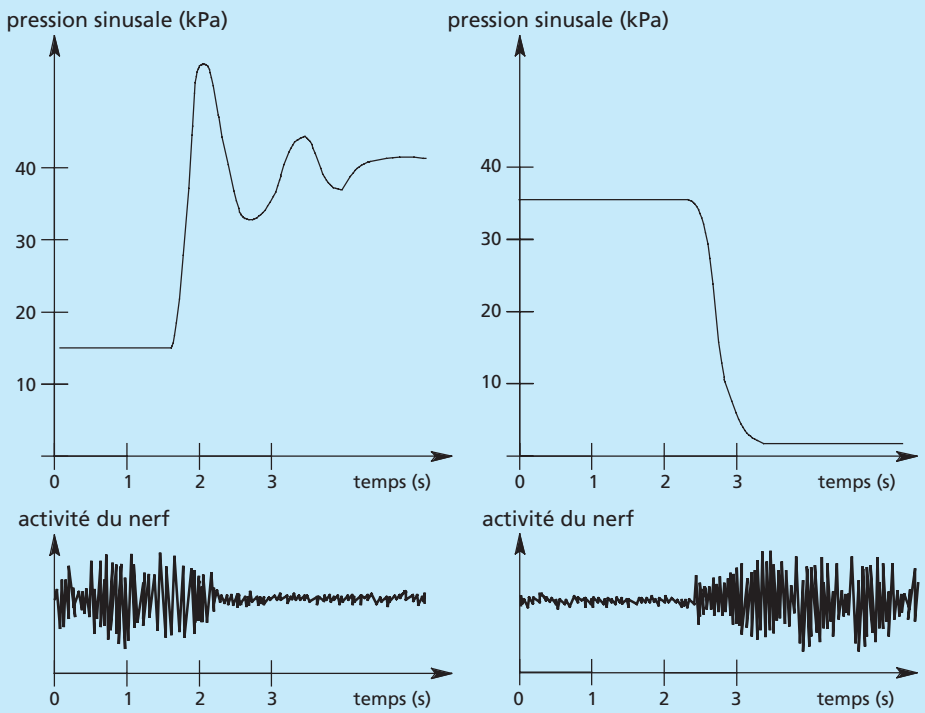


Figure 19.18 Réponses des fibres sympathiques aux variations de pression dans le sinus carotidien.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Organisation comparée de deux appareils respiratoires : poisson et grenouille

TP 1

Plan

1.1 Respiration d'un poisson : le gardon, *Leuciscus rutilus*
1.2 Respiration d'un amphibien : la grenouille verte, *Rana esculenta*
1.3 Comparaison des appareils respiratoires

Objectifs

- Localisation anatomique des différents appareils, place de l'appareil respiratoire au sein de l'organisme.
- Relations de l'appareil respiratoire avec l'appareil circulatoire.
- Étude anatomique macroscopique et microscopique des organes respiratoires.
- Comparaison de deux surfaces d'échange, l'une externe, l'autre internalisée.

Introduction

Dans le chapitre 2, les paramètres qui permettent de réaliser les échanges gazeux respiratoires ont été décrits chez des animaux à respiration aquatique et à respiration aérienne. Dans les deux cas, les surfaces d'échange ont été définies : branchies ou poumons et l'accent a été mis sur leurs relations avec l'appareil circulatoire. Le transport des gaz respiratoires a été détaillé dans le chapitre 16. Cette séance de travaux pratiques permet d'observer les supports anatomiques de la fonction respiratoire aux différentes échelles : organisme, appareils, organes et tissus.

1.1 RESPIRATION D'UN POISSON : LE GARDON, *Leuciscus rutilus*

1.1.1 Observation de l'animal vivant

Le gardon est un poisson téléostéen d'eau douce extrêmement courant dans nos rivières ou nos étangs que l'on peut maintenir aisément en aquarium pour peu que l'eau soit bien oxygénée. On choisit un poisson d'une dizaine de centimètres que l'on maintient séquestré entre une vitre de l'aquarium et une plaque de verre, sans exercer de pression sur l'animal mais en empêchant ses déplacements. Affolé au début, le gardon se calme et reste immobile après quelques minutes. On peut alors débuter les observations.

Observez les mouvements de la bouche et des ouïes, notez qu'ils sont alternatifs : lorsque la bouche est ouverte, les ouïes sont fermées et inversement. De temps à autre, l'animal ferme les ouïes et rejette de l'eau et des impuretés par la bouche.

Préparez une solution aqueuse de bleu de méthylène. À l'aide d'une pipette fine, prélevez quelques gouttes de bleu de méthylène, essuyez l'extérieur de la pipette et présentez délicatement son extrémité au niveau de la bouche du poisson. Libérez quelques gouttes du colorant lorsque l'animal ouvre la bouche. Observez que le colorant ressort par les ouïes.

Conclusion : de l'eau entre par la bouche et ressort par les opercules branchiaux.

1.1.2 Morphologie générale du gardon

Le corps allongé, couvert d'écailles et comprimé latéralement, est formé de la tête, du tronc et de la région caudale. L'avant de la tête porte la bouche, les deux orifices des narines et les yeux. En arrière de la tête, l'opercule recouvre la région branchiale ; il est ouvert vers l'arrière au niveau de l'ouïe. Si l'on soulève l'opercule, on aperçoit nettement les branchies.

Le tronc porte les nageoires : une paire de nageoires pectorales, en arrière de l'ouverture operculaire, et une paire de nageoires abdominales, en avant de l'ouverture anale. Les nageoires dorsale et anale sont impaires. La région caudale se termine par la nageoire caudale, symétrique (homocerque) formée d'un lobe dorsal et d'un lobe ventral (figure TP1.1).

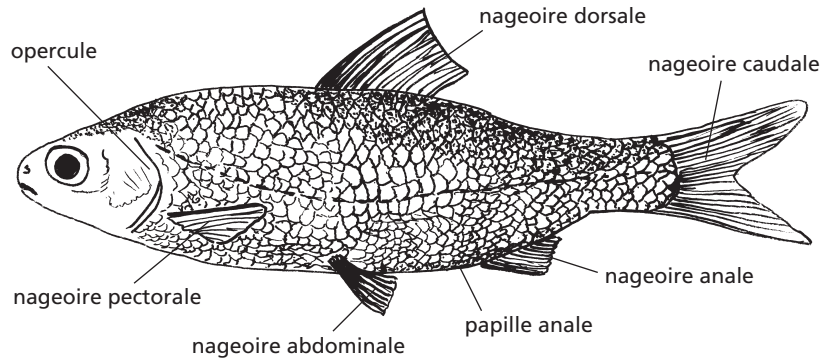


Figure TP1.1 Morphologie générale du gardon.

1.1.3 Dissection et reconnaissance des différents appareils

Repérez la papille anale, faire une incision médiane ventrale de l'avant de l'anus à l'opercule. Soulevez la partie incisée pour apercevoir les viscères dans la cavité péritonéale. Au niveau de la papille anale, faites vers l'arrière une incision légèrement latérale qui contourne l'extrémité du tube digestif sans l'endommager ni sectionner les gonoductes (en avant) ou les uretères (en arrière). Poursuivre cette incision dorsalement au niveau de la nageoire anale impaire. Faites une incision dorsale de l'arrière vers l'avant pour ouvrir la cavité péritonéale. Prenez garde à ne pas percer la vessie natatoire qui se présente comme une structure volumineuse remplie d'air. Antérieurement, poursuivez l'incision de façon à enlever complètement l'opercule. Recouvrez d'eau. Fixez l'animal à l'aide d'épingles (figure TP1.2).

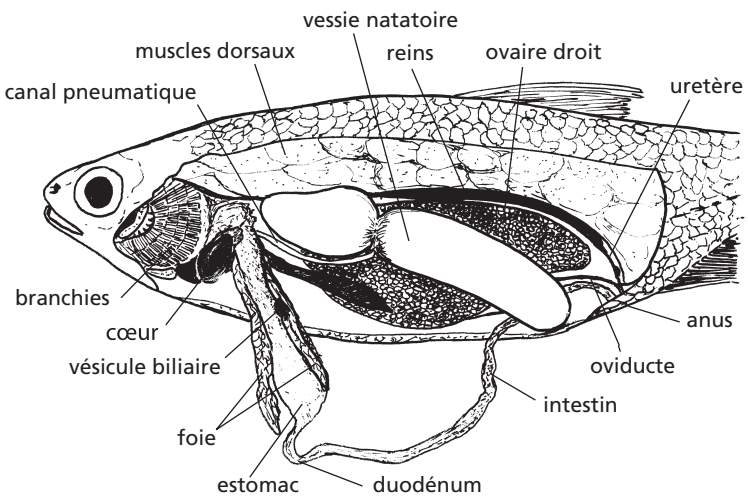


Figure TP1.2 Anatomie du gardon, cavité péritonéale ouverte, gonade gauche enlevée.

Observez les viscères en place ; bien que cette observation ne soit pas l'objet principal de cette étude, elle permet de comprendre l'organisation générale de l'animal. Le tube digestif est en partie masqué par le foie, qui est très développé. Déroulez le tube digestif, notez dans la partie antérieure un œsophage court qui se poursuit par une structure de gros diamètre qui correspond à l'estomac et au duodénum, puis par un intestin long, de plus faible diamètre qui se termine par l'anus.

La vessie natatoire, impaire et dorsale, est formée de deux lobes qui communiquent entre eux. La région antérieure du lobe postérieur est reliée à l'œsophage par un fin canal : le canal pneumatique. Cet organe permet au poisson d'ajuster sa flottabilité à différentes profondeurs.

Les gonades, parfois réduites à un fin cordon chez les animaux immatures, ont une position moyenne dans la cavité péritonéale. Elles se prolongent postérieurement chacune par un gonoducte. Ces conduits se rejoignent dans le plan médian et forment un court canal commun qui s'ouvre en arrière de l'anus. Chez les animaux à maturité sexuelle, les gonades ont un développement considérable qui masque l'ensemble des viscères. Les ovaires sont remplis d'ovocytes rougeâtres lorsqu'ils sont prêts à être émis ; les testicules sont blancs. Observez les gonades puis enlevez-les délicatement.

Les reins sont deux cordons longitudinaux étroits appliqués dorsalement par rapport à la vessie natatoire. Ils se prolongent par des uretères qui fusionnent en un seul uretère qui porte une vessie et s'ouvre postérieurement par rapport au gonoducte.

1.1.4 Observation de la région branchiale et cardiaque

Il est conseillé de poursuivre l'observation et la dissection en s'aidant d'une loupe binoculaire, grossissement moyen. Le cœur s'observe ventralement, en arrière des branchies, il est entouré par le péricarde que l'on peut ouvrir à l'aide de pinces fines. En allant de l'arrière vers l'avant, repérez le sinus veineux, dorsal, l'oreillette et le ventricule unique, puis, ventralement et prolongeant le ventricule, le bulbe artériel (figure TP1.3).

Vous observerez les branchies et le cœur par la face ventrale.

En partant du cœur, faites une incision vers la région antérieure allant jusqu'à la bouche. Retirez l'opercule du côté où il est resté en place.

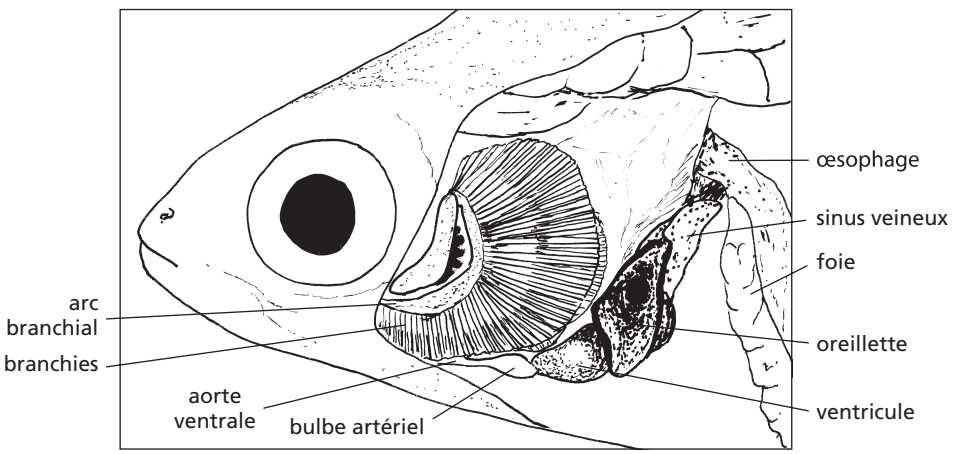


Figure TP1.3 Détail de la région branchiale et cardiaque en vue latérale.

En utilisant un grossissement plus fort ou en observant des poissons de grande taille, observez les veines cardinales antérieures et postérieures et la veine sus-hépatique qui débouchent dans le sinus veineux. Cette observation est parfois difficile à cause de la présence de l'œsophage. Dans le prolongement du bulbe artériel, suivez l'aorte ventrale qui conduit le sang carbonaté vers les branchies par les arcs aortiques III, IV, V et VI (figure TP1.4 et photo 1 cahier couleur p. 3).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

La cavité branchiale étant ouverte, observez les cinq arcs branchiaux. Les quatre premiers portent deux rangées de lames branchiales, le cinquième est formé par les os pharyngiens inférieurs. Entre les arcs branchiaux, les fentes branchiales font communiquer les cavités pharyngienne et branchiale.

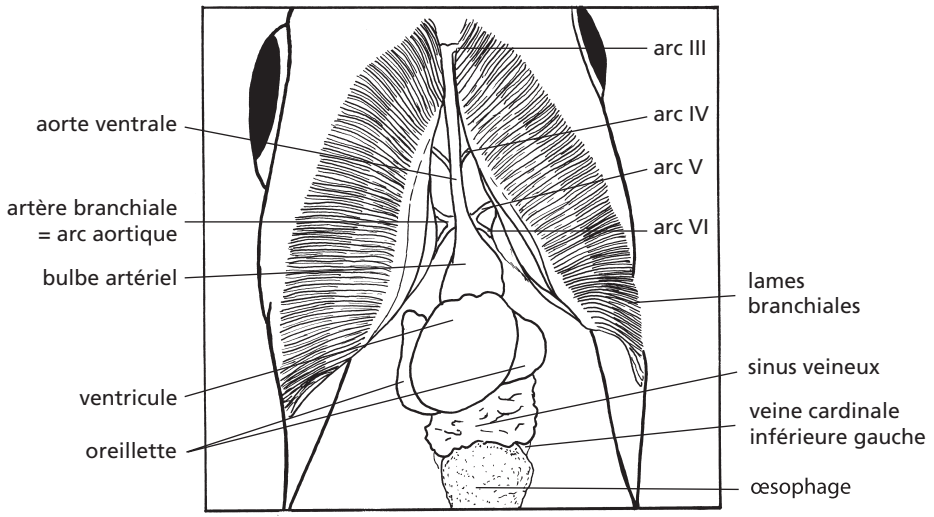


Figure TP1.4 Détail de la région branchiale et cardiaque en vue ventrale.

1.1.5 Prélèvement et observation d'un arc branchial

Prélevez, en le sectionnant dorsalement et ventralement à l'aide de ciseaux fins, l'un des quatre premiers arcs branchiaux. On observe les artères afférentes et efférentes qui y circulent, repérez et comptez les lames branchiales. Sur la face pharyngienne de l'arc branchial, notez la présence de denticules : les branchictenidies, qui permettent de retenir les particules alimentaires dans le pharynx (figure TP1.5a). Sur l'arc V, le plus postérieur, on peut observer des dents pharyngiennes, bien développées (figure TP1.5b).

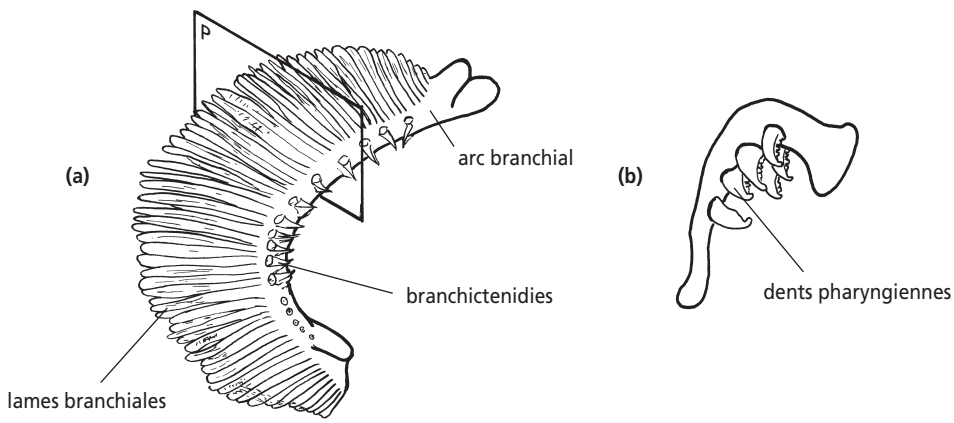


Figure TP1.5 L'arc branchial.
(a) arc branchial portant les lames branchiales ; **(b)** arc V montrant les dents pharyngiennes.

À l'aide de pinces fines, prélevez une ou deux lames branchiales, montez-les entre lame et lamelle dans une goutte d'eau. Essayez d'observer au faible grossissement du microscope les lamelles portées par les lames ; si elles n'apparaissent pas nettement, déplacez très légèrement la lamelle couvre objet.

1.1.6 Étude d'une coupe histologique de branchie

La coupe est pratiquée perpendiculairement par rapport à l'arc branchial au niveau d'une paire de lames branchiales selon le plan matérialisé sur la figure TP1.5. Les lames sont donc coupées longitudinalement et les lamelles perpendiculairement (figure TP1.6 et photo 2 cahier couleur p. 3).

Observez ces structures au faible grossissement puis au fort grossissement distinguez la structure des lamelles. Elles sont limitées par un épithélium mince recouvrant un tissu conjonctif qui emballe un système sanguin lacunaire.

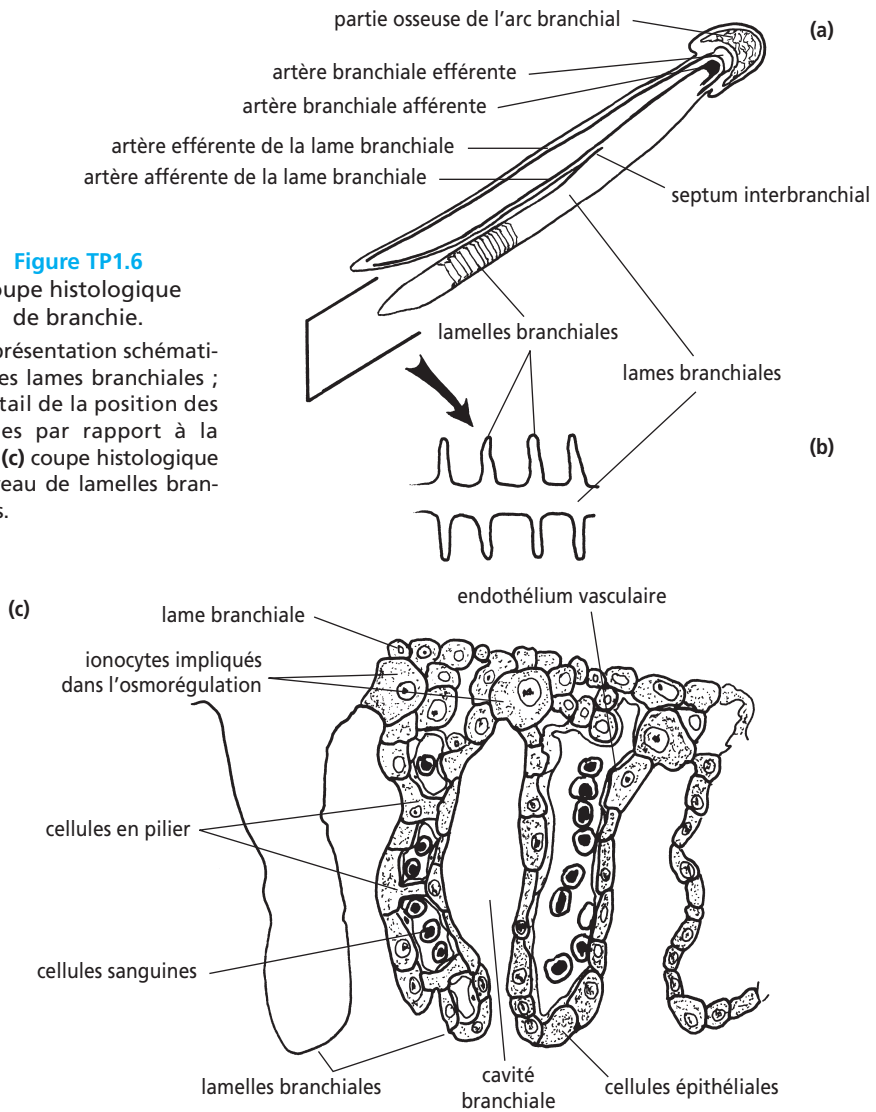


Figure TP1.6
Coupe histologique de branchie.

(a) représentation schématique des lames branchiales ; **(b)** détail de la position des lamelles par rapport à la lame. **(c)** coupe histologique au niveau de lamelles branchiales.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

1.2 RESPIRATION D'UN AMPHIBIEN : LA GRENOUILLE VERTE, *Rana esculenta*

1.2.1 Observation de l'animal vivant

Voir chapitre 2 § 2.4.1b

L'observation de l'animal vivant permet, au niveau de la tête, de percevoir des mouvements alternatifs d'abaissement réguliers de la peau qui recouvre le maxillaire inférieur et d'ouverture et fermeture des narines. Ces mouvements ventilatoires ont pour objet de pousser l'air extérieur vers les poumons, ils participent aux échanges gazeux respiratoires.

1.2.2 Morphologie de la grenouille verte

L'animal adulte est un tétrapode au corps trapu, recouvert d'une peau nue, humide, il est dépourvu de queue (anoure). La tête porte les yeux, les narines, les tympans et la bouche. Le tronc porte les membres : les pattes antérieures sont courtes et se terminent par quatre doigts. Les pattes postérieures sont bien développées, repliées sous le tronc, elles sont adaptées au saut, elles ont cinq doigts réunis par une palmure (adaptation à la nage) (figure TP1.7).

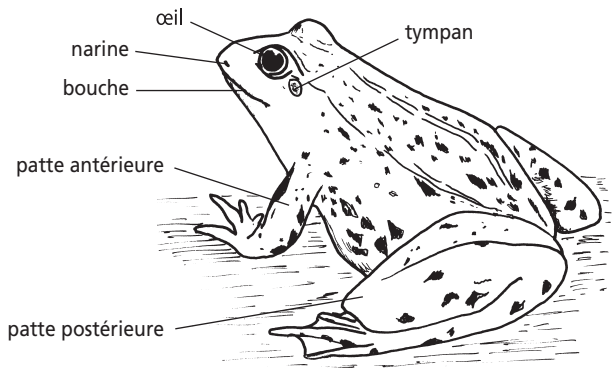


Figure TP1.7 Morphologie de la grenouille verte.

1.2.3 Dissection et reconnaissance des différents appareils

Comme pour tous les vertébrés, la dissection se fait par ouverture de la face ventrale. L'animal est placé au centre de la cuvette à dissection, dos contre le fond, les pattes sont largement écartées et épinglées.

Incisez la peau (figure TP1.8a), remarquez qu'elle adhère peu au plan sous-cutané sauf de part et d'autre du tronc, au niveau de la ceinture scapulaire et au niveau des cuisses. Rabattez la peau et épinglez-la.

Observez sur la partie interne de la peau le développement des gros troncs vasculaires. En fait, le plan cutané n'est pas réellement ouvert car la partie interne du derme adhère au plan interne. Les parties superficielle et interne du derme sont séparées par de vastes sacs lymphatiques, l'un recouvre la face ventrale, ses limites sont les zones d'adhérences signalées plus haut. Les échanges gazeux respiratoires cutanés se font par l'intermédiaire de la lymphe de ces sacs lymphatiques et leur transport est effectué par les vaisseaux sanguins cutanés.

Sous le plan cutané, on distingue nettement le plan musculaire (figure TP1.8b).

a) Étude de la cavité buccale

Maintenez en place la partie supérieure de la cavité buccale en l'épinglant. Rabattez la mâchoire inférieure en sectionnant latéralement au niveau de l'articulation.

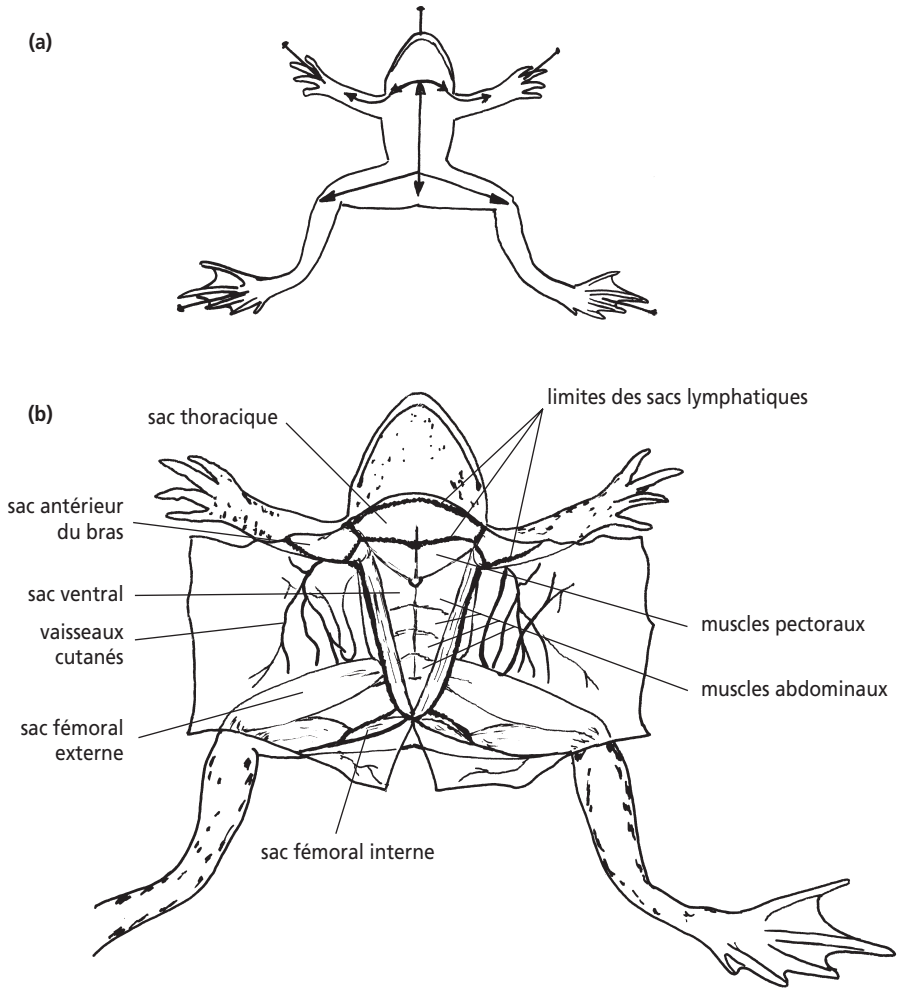


Figure TP1.8 Anatomie de la grenouille.
(a) incisions du plan cutané ; **(b)** plan musculaire.

Sur la partie dorsale de la bouche, repérez vers l'avant des dents vomériennes et de part et d'autre deux ouvertures, les choanes, qui correspondent à l'orifice interne des narines. Latéralement et en arrière, proches de l'articulation, on rencontre les deux orifices des trompes d'Eustache. Notez le large pharynx et l'entrée de l'œsophage. Sur le plancher buccal, observez la langue, bifide et protractile. Non loin de l'entrée de l'œsophage, en arrière de la langue, repérez la glotte qui donne accès à l'appareil respiratoire (figure TP1.9).

b) Ouverture de la cavité générale

Couvrez d'eau. L'ablation du plan musculaire est faite par des incisions latérales depuis les cuisses jusqu'à l'articulation des membres antérieurs (ne pas les détacher). Incisez transversalement au niveau de la ceinture pelvienne et, en relevant le bouclier musculaire jusqu'aux membres antérieurs, incisez transversalement au niveau du cou. Enlevez cet ensemble pour mettre en évidence le plan viscéral (figure TP1.10). Le cœur se trouve sous le plastron sternal, veillez à ne pas l'endommager.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

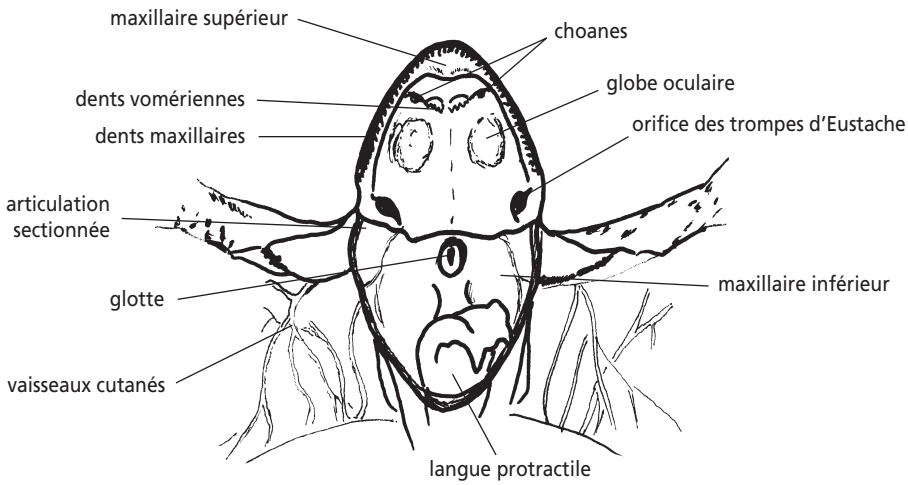


Figure TP1.9 Observation de la cavité buccale de la grenouille.

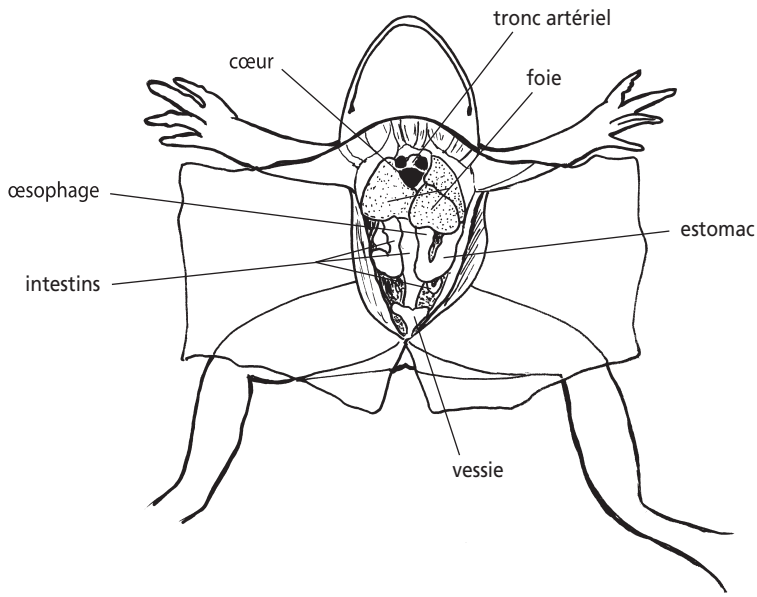


Figure TP1.10 Anatomie de la grenouille : aspect général des différents appareils.

On distingue d'avant en arrière : le cœur, dans l'axe du corps, le foie rouge foncé dont les lobes très développés recouvrent les poumons. Les poumons se présentent comme deux sacs transparents remplis d'air. Le tube digestif pelotonné. Les animaux à maturité sexuelle (avril - mai) ont des gonades développées. Chez les femelles, les ovaires envahissent toute la cavité viscérale. On ne peut rien observer sans les avoir retirés.

Basculez les lobes hépatiques antérieurement, observez le tube digestif : estomac, duodénum, intestin et les gonades dorsales par rapport au tube digestif.

1.2.4 Observation de la région cardiaque et pulmonaire

On peut éventuellement enlever le tube digestif en le sectionnant au niveau de l'œsophage et de la partie terminale de l'intestin, il faut également sectionner, au niveau du pancréas, les liaisons entre le foie et le duodénum. Le foie peut être retiré en sectionnant les veines sus-hépatiques car si l'on arrache le foie, on risque d'endommager la veine cave postérieure et le sinus veineux.

Le cœur est entouré d'une fine enveloppe : le péricarde. Enlevez-le délicatement avec des pinces fines, réclinez-le jusqu'aux principaux vaisseaux. Une masse impaire, la plus ventrale, forme le ventricule. Antérieurement, le bulbe cardiaque sépare les deux oreillettes, il se prolonge par le tronc artériel formant une courbe qui se dirige dorsalement et antérieurement. Il se divise en deux troncs aortiques l'un se dirige vers la droite, l'autre vers la gauche. De chaque tronc aortique se détachent antérieurement les artères carotides. Partant du bulbe cardiaque, deux vaisseaux, les troncs pulmo-cutanés, se dirigent l'un vers la gauche, l'autre vers la droite. Ils se divisent et donnent les artères pulmonaires qui joignent les poumons et les artères cutanées qui irriguent la peau (figure TP1.11).

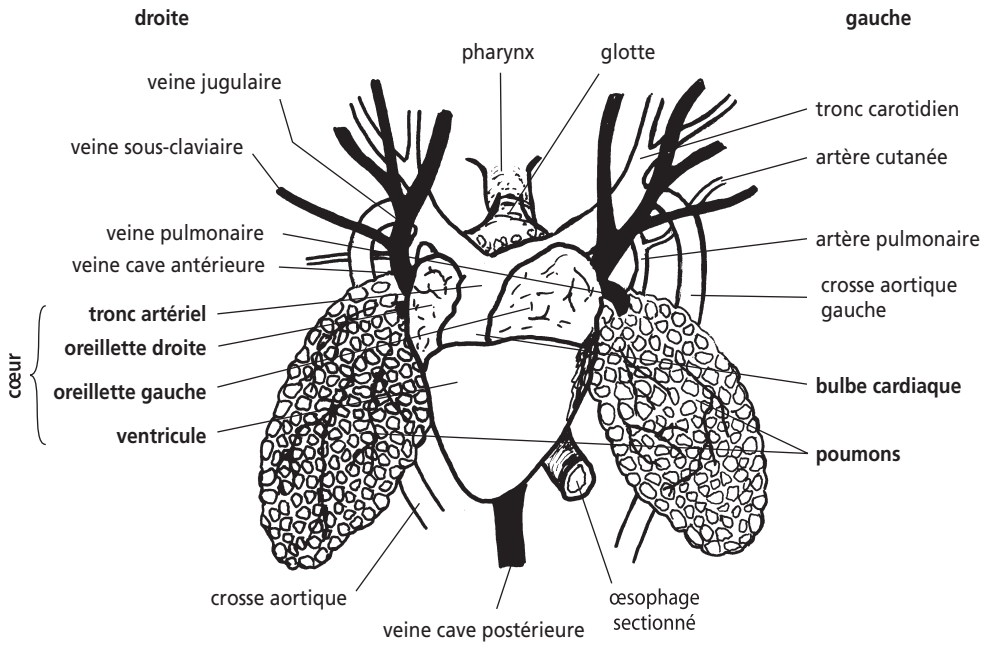


Figure TP1.11 La région cardiaque et pulmonaire de la grenouille verte.

Dorsalement par rapport au cœur, se trouve le sinus veineux. Il n'est pas aisé de l'observer car il est masqué par le cœur. Réclinez le cœur vers l'avant. Le sinus veineux reçoit le sang carbonaté de la circulation générale par les veines caves antérieures et postérieure, il se jette dans l'oreillette droite. Les veines pulmonaires conduisent à l'oreillette gauche le sang hématosé venant des poumons. La circulation cardiaque peut être résumée par le schéma de la figure TP1.12.

Observez les poumons, notez qu'ils se réunissent antérieurement en un très bref conduit qui débouche dans la glotte, selon l'état de l'animal ils sont plus ou moins gonflés d'air. La surface des poumons est d'une couleur rose à incolore, elle est gaufrée.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

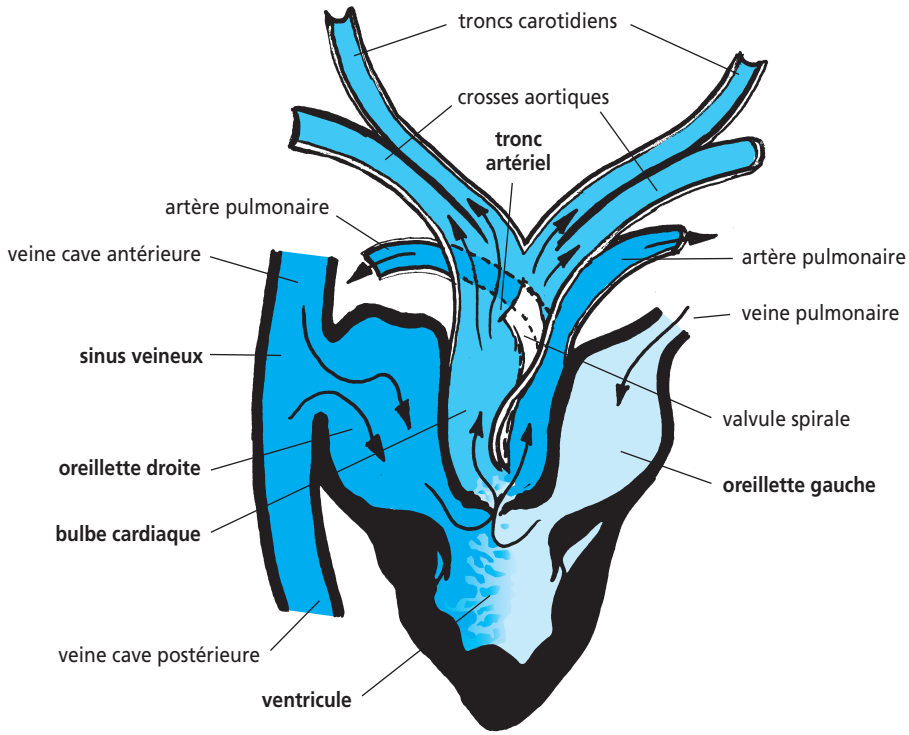


Figure TP1.12 Schéma montrant la circulation cardiaque de la grenouille.

sang oxygéné ; sang mélangé ; sang carbonaté

1.2.5 Prélèvement et observation d'un fragment de poumon

Avec des ciseaux fins, découpez une fenêtre dans un poumon. Repérez bien la face interne et placez le prélèvement dans un verre de montre contenant de l'eau, face interne vers la surface.

Observez au fort grossissement de la loupe binoculaire, notez le développement de cloisons peu élevées, les septums, qui dessinent des structures en « nid-d'abeilles ». Chez la grenouille verte, la surface d'échange est multipliée par 8 grâce à ces septums ; les espaces qu'ils ménagent sont nommés des favéoles.

1.2.6 Étude d'une coupe histologique de poumon

L'observation au faible grossissement montre la finesse de la paroi pulmonaire et la disposition des septums (figure TP1.13a et photo 3 cahier couleur p. 3). Un plus fort grossissement permet d'observer, au niveau des septums, un épithélium respiratoire formé de cellules aplaties, aux contours peu distincts en microscopie photonique (figure TP1.15b). Sous cet épithélium, de nombreux capillaires sanguins se présentent comme des structures circulaires, parfois semblant vides, parfois remplies d'éléments arrondis : ce sont des érythrocytes nucléés. Il est difficile à cette échelle d'observer convenablement l'endothélium vasculaire. Vers l'intérieur du septum, on distingue une couche dont l'épaisseur maximum est du tiers de l'épaisseur totale, il s'agit de l'axe conjonctivo-musculaire du septum qui contient des fibres musculaires lisses, des fibres de collagène et des vaisseaux sanguins. Notez la très faible distance qui sépare l'air pulmonaire des capillaires sanguins. L'apex du septum est renflé, il contient des fibres musculaires et un vaisseau marginal qui font le tour de la favéole.

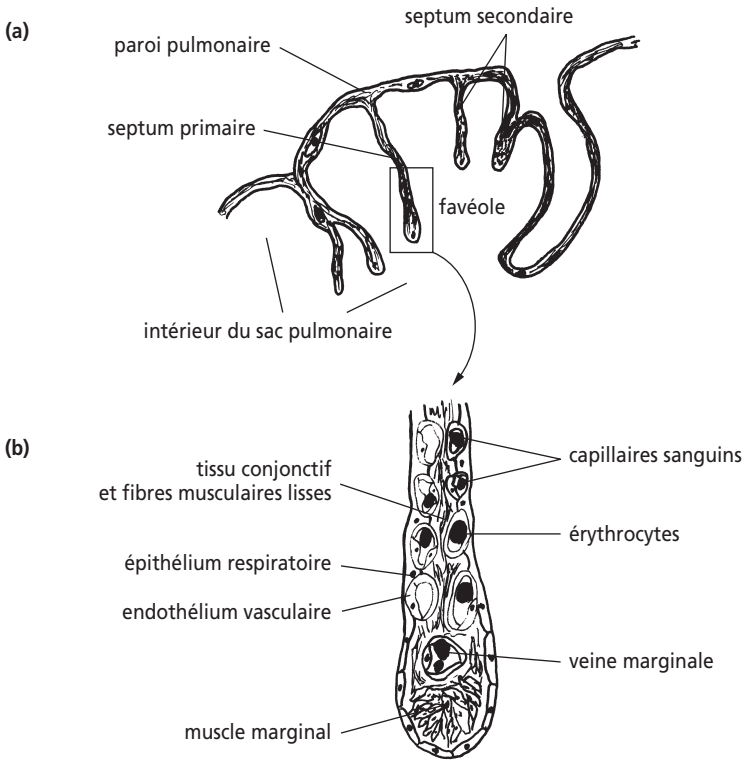


Figure TP1.13 Coupe histologique de poumon de grenouille observée en microscopie photonique.

(a) vue d'ensemble au faible grossissement ; **(b)** détail de la structure d'un septum, observé au fort grossissement.

1.3 COMPARAISON DES APPAREILS RESPIRATOIRES

Comparer, d'un point de vue strictement anatomique, des systèmes différents fonctionnant dans des organismes éloignés d'un point de vue systématique n'a pas grand sens. Si l'un des éléments de la loi de Fick peut sembler favorable aux échanges gazeux respiratoires, comme par exemple la diminution d'épaisseur de l'échangeur, un autre paramètre non anatomique peut être défavorable comme par exemple la concentration d'O_2 dans le milieu. Il est encore plus dénué de sens de comparer des systèmes fonctionnant dans des milieux différents.

On peut, en revanche, raisonner sur l'ensemble des dispositifs qui offrent à un animal les meilleurs moyens d'exploiter son milieu et d'exercer la pression sélective la plus forte vis-à-vis de ses concurrents. Il ne semble pas, de ce dernier point de vue, y avoir d'interférence entre le gardon et la grenouille verte.

1.3.1 Quels sont les caractères anatomiques observés qui rendent compte des échanges gazeux respiratoires chez le gardon ?

Le gardon vit dans l'eau, milieu où la tension de dioxygène est faible, en comparaison de sa pression partielle dans l'air.

Au niveau branchial, on remarque que la surface d'échange est augmentée par le nombre de lames et de lamelles. L'épaisseur de l'échangeur, que l'on peut mesurer au niveau des lamelles, est de l'ordre de 7 à 15 µm, ce qui est relativement épais si l'on compare avec le même critère au niveau pulmonaire (≈ 2 µm). On peut supposer que cette épaisseur est liée au fait que les bran-

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

chies sont exposées à l'eau, plus abrasive que l'air à cause de sa viscosité et qu'elles doivent, d'autre part, résister au différentiel de potentiel osmotique entre milieu intérieur et extérieur.
L'appareil circulatoire est caractérisé par une simple circulation. Le sang carbonaté traverse le cœur puis est envoyé vers les branchies. Les capillaires branchiaux, au niveau des lacunes lamellaires, ont un diamètre de l'ordre de 10 à 15 µm. La finesse de leur endothélium est favorable aux échanges mais elle les rend fragiles ce qui s'oppose à une pression sanguine élevée, donc à un fort débit. Le sang hématosé, au sortir des branchies, est collecté par les aortes et distribué à tout l'organisme, puis fait retour au cœur par le système veineux. Tout le sang aortique provient obligatoirement des branchies où le passage dans les capillaires abaisse encore la pression hémodynamique. La circulation dans son ensemble est donc à faible pression. À titre indicatif, chez la truite, la pression artérielle varie entre 4,2 et 3,6 kPa pour un débit sanguin de 17,8 mL/min/kg.

1.3.2 Quels sont les caractères anatomiques observés qui rendent compte des échanges gazeux respiratoires chez la grenouille verte ?

La grenouille verte est amphibie, mais elle vit essentiellement dans l'air où la pression partielle du dioxygène est élevée.
Au niveau pulmonaire, la surface d'échange est augmentée par les septums primaires, secondaires et tertiaires qui délimitent des favéoles. La surface d'échange reste modeste car les septums sont peu élevés. L'épaisseur de l'échangeur respiratoire est de l'ordre de 2 µm. La respiration cutanée est réalisée au niveau de la peau et des sacs lymphatiques (qui sont remplis de lymphe et non pas d'air). Les sacs lymphatiques sont répartis sur tout le tronc. Les vaisseaux cutanés sont de gros diamètre, ils partent ou aboutissent à proximité du cœur.
L'appareil circulatoire réalise une double circulation partielle avec mélange des sangs : les deux oreillettes reçoivent des sangs différents qui sont mélangés au niveau du ventricule. Le sang hématosé arrive des poumons à l'oreillette gauche (saturation en O_2 : 96%). Du sang mélangé (carbonaté venant des tissus et oxygéné en venant du tronc cutané) arrive dans le sinus veineux (saturation en O_2 44 %) puis à l'oreillette droite (chapitre 2, figure 2.17). Cependant, le bulbe artériel est partagé par une cloison spirale qui envoie le sang mélangé vers le tronc pulmo-cutané où il sera oxygéné et le sang hématosé vers l'aorte. Il résulte de cette disposition que les tissus, et en particulier le cerveau, sont irrigués par du sang riche en O_2 (85 %). La même contraction ventriculaire envoie du sang vers les poumons et vers les tissus, mais la circulation pulmonaire se termine en un réseau de fins capillaires, ce qui est incompatible avec une forte pression sanguine sous peine de déchirures de l'endothélium vasculaire. Le retour cardiaque de la circulation pulmonaire est assuré par une veine pulmonaire qui fait retour directement à l'oreillette gauche, par conséquent, la chute de pression sanguine occasionnée par la circulation pulmonaire n'affecte pas la circulation générale, contrairement à ce qui est observé chez les poissons où la pression sanguine tissulaire (systémique) est limitée par la circulation branchiale. Chez la grenouille, la pression sanguine au départ du cœur est de 4,65 kPa, celle du retour veineux est de 2,79 kPa, ce qui assure un débit cardiaque de 20 mL/min/kg.

> ***Remarque :*** Chez l'humain, la pression sanguine évolue entre 15,9 kPa et 9,9 kPa pour un débit de 80 mL/min/kg.

Étude pratique de deux mollusques, la moule et l'escargot

TP 2

Plan

2.1 Étude de la moule
2.2 Étude de l'escargot
2.3 Étude comparative

Objectifs

Cette étude englobe celle de la coquille et celle de l'animal hors de sa coquille ainsi que, pour la moule, l'organisation des branchies. Il s'agit d'une étude comparative qui ne vise pas à dégager toutes les caractéristiques du plan d'organisation des mollusques. Les caractéristiques anatomiques et fonctionnelles des différents appareils ne sont pas au programme. Certains aspects visent à illustrer une partie du chapitre sur la respiration des animaux.

Introduction

L'embranchement des mollusques est un vaste ensemble qui comprend 8 classes et 117 495 espèces à ce jour. Ils ont conquis tous les milieux. À partir d'un plan d'organisation homogène, les mollusques présentent des formes très diverses comprenant la moule, l'escargot, le poulpe, le nautile, les ammonites (toutes éteintes) jusqu'à des classes moins connues comme les solénogastres ou les caudofovéates. La coquille calcaire, souvent robuste est un fossile fréquent qui fait des mollusques un outil fort utile aux géologues pour les datations ou les reconstitutions de paléoenvironnements.
Nous limiterons notre incursion dans cet embranchement à l'observation d'un lamellibranche : la moule et à celle d'un gastéropode : l'escargot.

2.1 ÉTUDE DE LA MOULE *Mytilus edulis*

2.1.1 Traits de vie

La moule est un animal marin, fréquent sur les côtes rocheuses ; elle occupe la zone intertidale et est capable de supporter d'importantes variations de salinité, de résister à la privation d'oxygène à marée basse ou de supporter des écarts importants de température. Les moules forment souvent des populations denses : les moulières, elles sont fixées à divers supports par de fins filaments de byssus. Les moules sont comestibles et élevées par l'humain (mytiliculture).

2.1.2 Morphologie

a) La coquille

La coquille, formée de deux valves symétriques (bivalve), mesure 5 à 6 cm sur 3 à 4, elle est dure, de teinte violacée à noire. Le plan qui sépare les deux valves est le plan de symétrie de l'animal (bilatéralien). Chez l'animal vivant sorti de l'eau, les deux valves sont hermétiquement jointives, chez l'animal mort, elles sont entrouvertes, ce qui prouve que la fermeture est active et l'ouverture passive.

➤ En vue externe, (figure TP2.1a)

La coquille a un bord rectiligne et un bord courbe. Les deux valves sont réunies au niveau de leur bord courbe par une charnière (bord dorsal), elles s'ouvrent par leur bord rectiligne (bord ventral). La partie antérieure est localisée vers la partie étroite des coquilles appelée le **crochet**. On peut ainsi désigner une valve gauche et une valve droite. Les valves sont ornées de stries concentriques à partir du crochet ; elles témoignent de la croissance de l'animal, ce sont les **stries d'accroissement**. Lorsque les valves sont fermées, il s'en échappe par la face ventrale, des filaments fins, gris foncé, il s'agit du byssus, une sécrétion qui permet à l'animal de se fixer à un support.

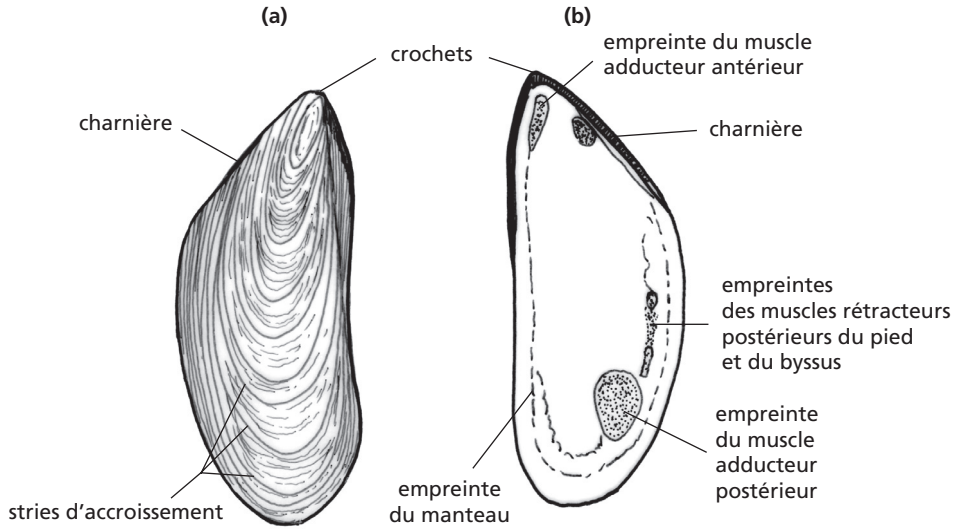


Figure TP2.1 Valve droite de moule.
(a) vue externe ; **(b)** vue interne.

➤ En vue interne, (figure TP2.1b)

Les valves ont une couleur blanc nacrée. Lorsque l'on ébouillante les animaux, les deux valves s'entrouvrent mais restent en cohérence par le ligament dorsal élastique. On peut observer deux muscles, ici relâchés, qui empêchent l'ouverture totale des valves car ils sont fixés sur leur face interne. L'un est au niveau du crochet c'est le **muscle adducteur antérieur**, l'autre est postérieur, au niveau du bord arrondi de la coquille, c'est le **muscle adducteur postérieur**. Le ligament favorise l'ouverture passive des valves, les muscles adducteurs leur fermeture active.
Lorsque l'on ouvre les deux valves, en sectionnant les muscles adducteurs, on peut observer leur face interne. Les empreintes des muscles sont bien marquées, ainsi que la limite du corps de l'animal. Dorsalement et antérieurement par rapport à l'empreinte des muscles adducteurs postérieurs, on remarque quatre empreintes plus réduites qui correspondent aux insertions des muscles protracteurs et rétracteurs du pied et du byssus.

➤ Nature de la coquille

La coquille fait effervescence à l'acide, elle est formée de $CaCO_3$.
La face externe est couverte d'une mince couche protectrice de nature protéique : le périostracum formé de conchyoline. La couche moyenne est formée de prismes de calcaire (calcite et aragonite) enrobés d'une matrice protéique. La couche interne constitue la nacre qui a une structure feuilletée par l'alternance de lames de conchyoline et de calcaire.
La coquille est sécrétée par la bordure du manteau.

b) Le corps de l'animal

Sur l'animal ébouillanté, introduire successivement la pointe du scalpel entre le corps de l'animal et chacune des valves, sectionner les muscles adducteurs postérieurs et rétracteurs du pied et du byssus. Extraire le corps de l'animal des valves.
Le corps est mou, non segmenté, à symétrie bilatérale, entièrement enveloppé dans le **manteau** (figure TP2.2a et b). On distingue par transparence à travers le manteau, des organes que nous décrirons lors de l'observation anatomique. Les deux lobes du manteau sont ouverts ventralement et soudés sur la face dorsale. L'ouverture ventrale laisse passer le pied et le byssus et livre le passage à l'entrée de l'eau dans la cavité palléale (orifice inhalant). En position postéro-dorsale, un orifice permet la sortie de l'eau (orifice exhalant = boutonnière = siphon anal). Sur le manteau, on observe la position des muscles adducteurs et rétracteurs du pied et du byssus.

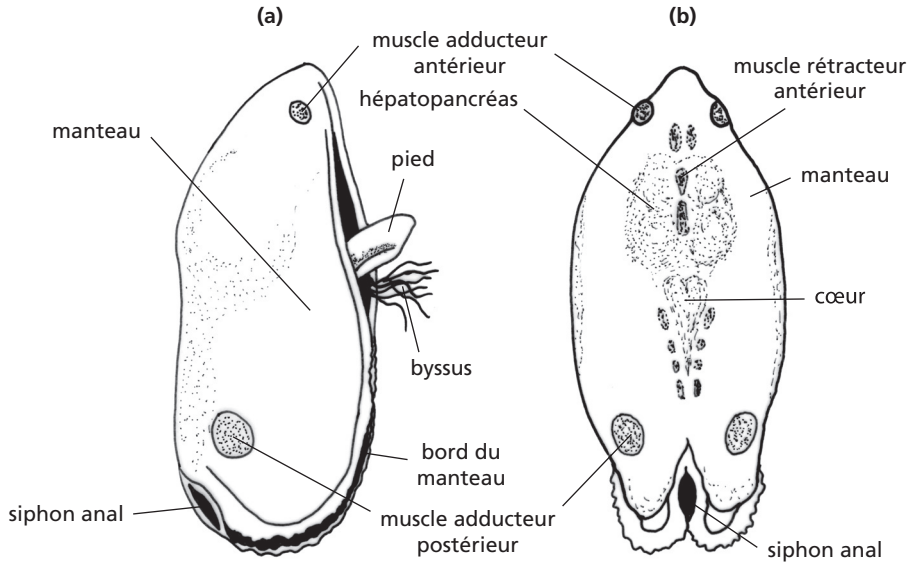


Figure TP2.2 Anatomie de la moule, animal sorti de sa coquille.
(a) vue de profil droit ; **(b)** vue dorsale.

2.1.3 Anatomie : structure de la cavité palléale

L'étude de l'organisation générale peut se faire sur du matériel ébouillanté ou sur du matériel frais mais celle des branchies n'est possible que sur des animaux vivants. Dans ce qui suit, le protocole et les descriptions se rapportent à du matériel frais.

Sur l'animal vivant, introduisez ventralement la lame du scalpel entre les deux valves de façon à les écarter légèrement, maintenez-les ainsi en introduisant un instrument de votre choix, puis inclinez la lame du scalpel de telle sorte que la pointe passe entre le corps et l'une des valves. Sectionnez les muscles adducteurs postérieurs. Répétez l'opération sur l'autre valve, écartez les valves, sectionnez les muscles rétracteurs du pied et du byssus et les muscles adducteurs antérieurs, sortez l'animal de sa coquille et placez-le dans une cuvette à dissection, couvrez sans tarder d'eau de mer. On reconnaît les parties observées précédemment, le manteau est plus transparent et semble plus fragile. Placez l'animal dos contre le liège, écartez le manteau et épinglez-le.

a) Organisation générale

Voir « les branchies » chapitre 2 figure 2.4

La cavité palléale est vaste, elle contient de chaque côté une paire de branchies de couleur brun pâle formées chacune d'un feuillet direct et d'un feuillet réfléchi et en position axiale, la masse viscérale. Le pied et les filaments de byssus sont aisément repérables. En vous aidant de la figure TP2.3, vous repérerez les différents organes ; antérieurement se situe la bouche encadrée de quatre palpes labiaux. En arrière du pied, se situe un renflement jaune chez les femelles, orange chez le mâle qui correspond à l'emplacement des gonades ; ce renflement est appelé, en raison de sa forme, la bosse de Polichinelle. La partie antérieure est marquée par la bouche et les palpes labiaux mais la tête est absente.

b) Les branchies

À l'aide de ciseaux fins, prélevez un fragment du bord d'une branchie, recueillez-le dans un verre de montre contenant de l'eau de mer. Avec des pinces fines, essayez de séparer les feuillets branchiaux puis montez entre lame et lamelle dans une goutte d'eau de mer, observez aux différents grossissements du microscope (figure TP2.4).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

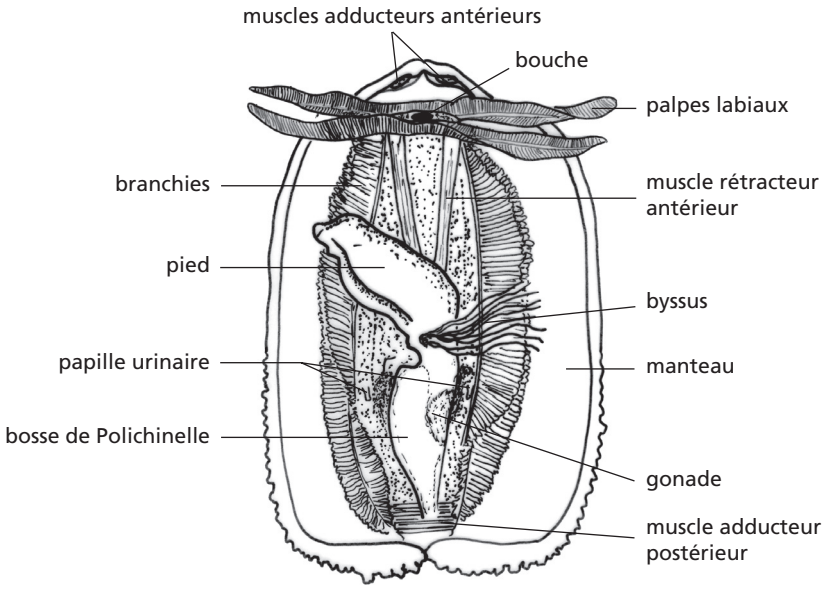


Figure TP2.3 Anatomie de la moule en vue ventrale, manteau ouvert.

On observe, sur le bord du feuillet branchial, une ciliature active. Les différents filaments qui forment un feuillet sont reliés entre eux par des disques de jonction qui forment les **brosses ciliaires** (cils raides). D'autre part, des ponts conjonctifs réunissent les filaments directs et réfléchis. L'épiderme, périphérique, forme une zone claire sur laquelle sont implantés les cils vibratiles.

L'observation sera complétée par l'examen au fort grossissement d'une coupe histologique pratiquée transversalement par rapport aux filaments branchiaux (figure TP2.5). Les cils sont disposés sur les bords externe et interne du filament. La zone centrale semble vide, elle correspond à une lacune dans laquelle circule l'hémolymphe. Selon la coloration effectuée et le niveau de la coupe, on pourra distinguer une baguette squelettique qui soutient le filament. L'épithélium de la partie interne contient des cellules à mucus. La fonction des branchies a été expliquée au chapitre 2, leur grand développement est largement excessif par rapport aux besoins respiratoires ; elles assurent également la nutrition par microphagie. Les proies sont enrobées de mucus ; par les mouvements ciliaires elles sont acheminées vers le bord des lames branchiales et vers les palpes labiaux puis la bouche.

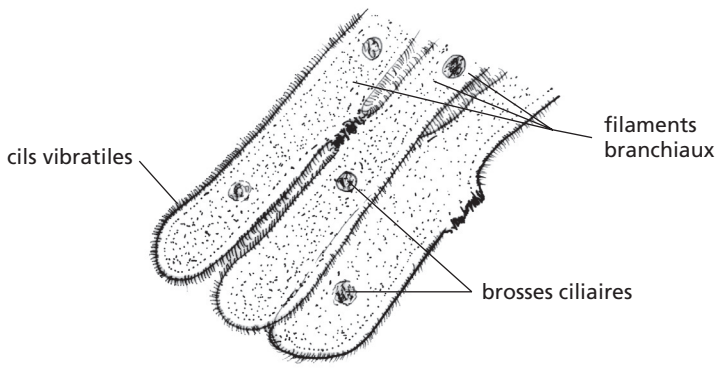


Figure TP2.4 Observation d'un montage de filaments branchiaux de moule.

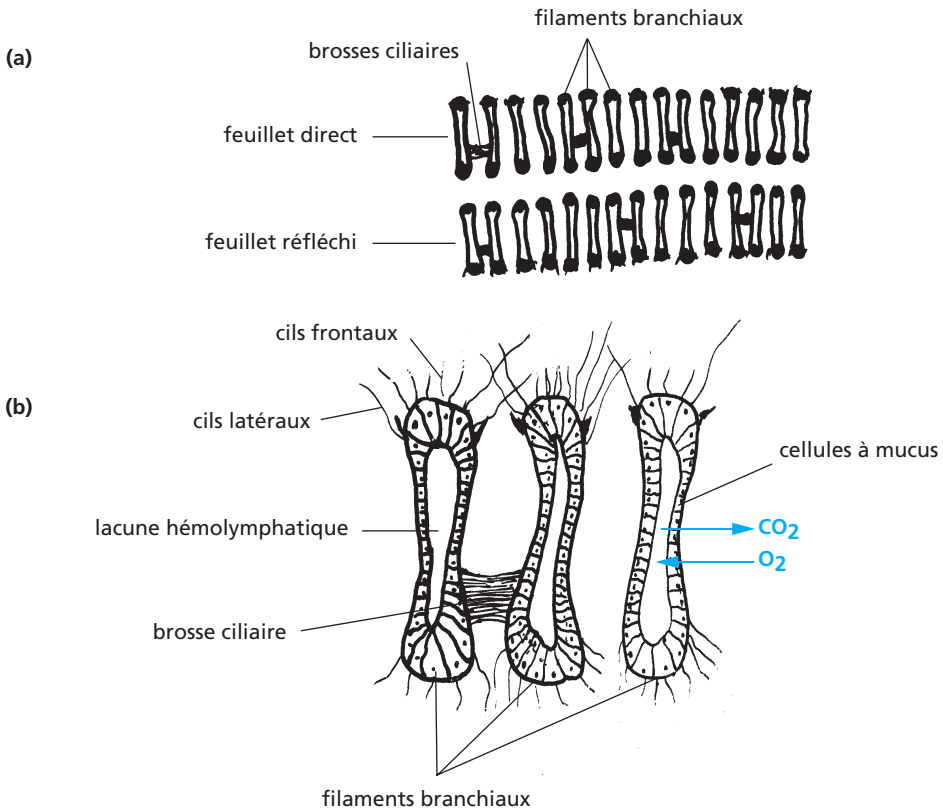


Figure TP2.5 Observation d'une coupe de branchie de moule
(a) faible grossissement montrant les feuillets direct et réfléchi formés de la juxtaposition de filaments branchiaux ; **(b)** détail des filaments branchiaux

2.2 ÉTUDE DE L'ESCARGOT DE BOURGOGNE *Helix pomatia*

Les données qui seront indiquées pour l'étude de l'escargot de bourgogne sont également valables pour celle du petit-gris *Helix aspersa*.

2.2.1 Traits de vie

Les escargots sont fréquents dans nos campagnes, encore qu'ils le furent davantage avant l'emploi d'herbicides ou de produits phytosanitaires. Ces gastéropodes portent une coquille enroulée dans laquelle ils peuvent se retirer entièrement, en période sèche ou froide ou s'ils sont inquiétés. Ils sont phytophages, de préférence nocturnes et partent en quête de nourriture lorsque l'humidité ambiante est forte (pluie, rosée). Le corps est recouvert de mucus. En hiver, l'escargot reste dans sa coquille qui est fermée par une sécrétion calcaire : l'**épiphragme**.
Le ramassage des escargots dans la nature est réglementé dans chaque département par des arrêtés préfectoraux, ils fixent les espèces et les territoires autorisés. Sur l'ensemble des territoires, le ramassage est interdit en tout lieu et en tout temps pour certaines espèces ou permis entre des dates précises et pour une taille minimum de la coquille de 3 cm.

2.2.2 Morphologie

L'animal vivant en activité présente une partie molle, non segmentée et une partie dure : la coquille ; il se déplace par reptation en abandonnant sur son passage une piste muqueuse. La

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

partie antérieure, marquée par le sens du déplacement, porte deux paires de prolongements sensoriels : les tentacules.

a) Observation de l'animal en extension (figure TP2.6)

L'escargot repose sur sa face ventrale, aplatie qui permet la locomotion par reptation. Observez l'animal lorsqu'il se déplace sur une plaque de verre, percevez les ondes de contraction de la masse musculeuse qui forme le pied. L'extrémité antérieure s'ouvre au niveau de la bouche contenant une radula, de part et d'autre se dressent deux tentacules rétractiles à fonction tactile. Dorsalement par rapport à ses derniers, une paire d'autres tentacules rétractiles, plus longs portent les yeux. Au niveau de la lèvre ventrale débouche une glande pédieuse dont la sécrétion de mucus facilite la reptation et l'adhésion au support. En arrière des tentacules, du côté droit, s'ouvre l'orifice génital hermaphrodite. Le pied se prolonge en arrière de la coquille. La masse viscérale est entièrement contenue dans la coquille. Du côté droit, au niveau du bord de la coquille, on distingue deux orifices, le plus large est antérieur, il correspond à l'ouverture de la cavité pulmonaire, c'est le **pneumostome**. L'orifice postérieur, est l'anus.

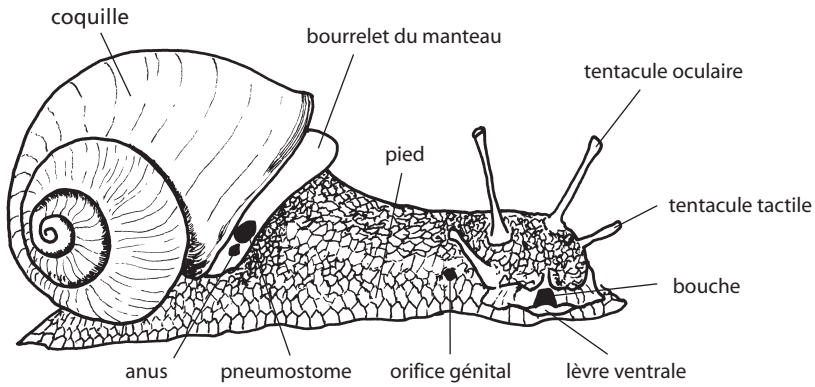


Figure TP2.6 Morphologie de l'escargot en vue latérale droite.

b) L'animal extrait de la coquille

L'observation de l'animal dégagé de sa coquille et en extension est réalisée sur des spécimens tués par asphyxie : ils sont mis dans de l'eau bouillie tiède, le récipient est rempli jusqu'à ras bord et couvert hermétiquement d'une plaque de verre. La mort survient en 24 à 48 heures. À l'aide de gros ciseaux, découpez la coquille en suivant les tours de spire. La masse viscérale est déportée du côté droit, elle est enroulée en spirale dans le sens des aiguilles d'une montre (enroulement dextre). Cette masse viscérale ne sera pas étudiée ici.

On retrouve les caractères décrits plus haut, l'observation du pneumostome est maintenant facilitée (figure TP2.7), il se trouve sous un bourrelet qui borde l'ouverture de la coquille. La zone dorsale du dernier tour est mince et parcourue de vaisseaux. Elle marque la paroi dorsale du poumon. En position postérieure gauche on distingue le cœur par transparence. L'animal présente une symétrie bilatérale « altérée » par l'enroulement et par la présence d'un orifice génital unilatéral.

c) La coquille

La coquille calcaire est un cône enroulé autour d'un axe appelé la **columelle** (figure TP2.8). En observant la coquille par son sommet, l'enroulement se fait dans le sens des aiguilles d'une montre, c'est-à-dire en se déplaçant vers la droite, c'est pourquoi cet enroulement est dit « dextre ». En regardant la coquille par son ouverture (appelée le **péristome**), celle-ci est située vers la droite de l'observateur. Le nombre de tours est de quatre. Chez *Helix pomacia* l'axe de la columelle est creux et il est ouvert à l'extérieur au niveau de l'**ombilic** que l'on peut observer sur

le côté interne du péristome. Chez le petit-gris la columelle est pleine. L'animal est maintenu dans la coquille par un muscle columellaire qui s'enroule le long de la columelle et se fixe au sommet de la coquille (observez-le sur l'animal décrit au paragraphe précédent). La coquille est sécrétée par le bourrelet palléal. Des ornementations, ou stries d'accroissement, marquent les étapes successives de la croissance ; leur espacement inégal témoigne de l'irrégularité de la croissance, directement en rapport avec les conditions de vie.

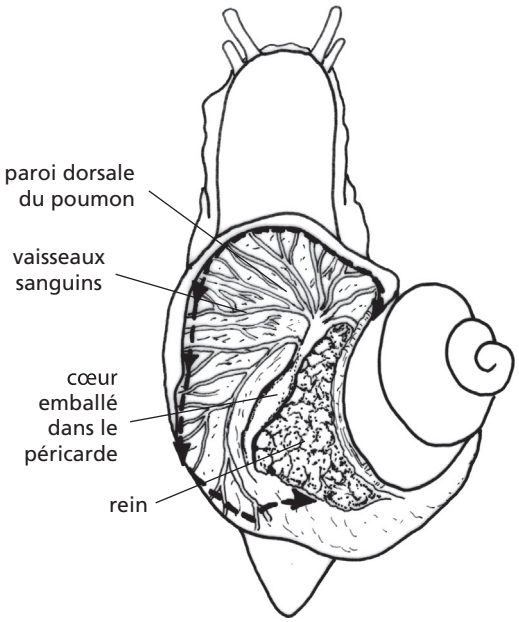


Figure TP2.7 Morphologie de l'escargot en vue dorsale, coquille enlevée.

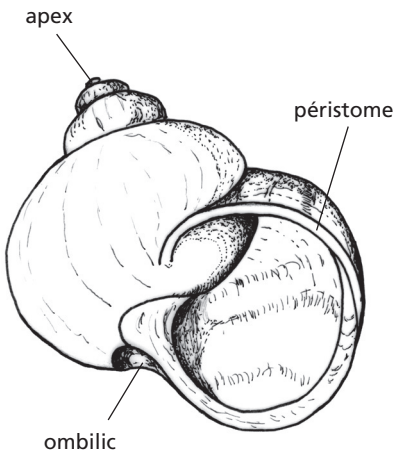


Figure TP2.8 Vue externe de la coquille d'*Helix pomatia*

2.2.3 Ouverture de la cavité pulmonaire

a) Protocole

Deux protocoles peuvent être indiqués, l'un sur l'animal mort sorti de sa coquille, comme indiqué au paragraphe précédent, l'autre sur animal vivant, dans le but d'observer les battements cardiaques.

Sur un animal vivant, brisez la coquille à partir du péristome au-dessus du pneumostome, puis enlevez la coquille par morceaux successifs en veillant à ne pas déchirer les tissus sous-jacents. En position dorsale, on repère une masse gris jaune, il s'agit du rein. Le cœur est facilement reconnaissable par ses battements.

Si l'on étudie un animal mort l'épingler en extension dans une cuve à dissection en le faisant reposer partie plane du pied sur le liège ; couvrir d'eau.

Dans les deux cas, découpez la paroi pulmonaire à partir du pneumostome en longeant le bourrelet palléal (lignes pointillées de la figure TP2.7). Rabattez le volet découpé en dégageant les adhérences, veillez à ce que le cœur y soit contenu et l'épingler sur le côté droit de l'animal. Cette opération nécessite de bien situer l'incision à faire. Ne sectionnez pas le bourrelet trop haut, vous laisseriez en place une partie du plafond du poumon. Ne sectionnez pas trop bas car vous passeriez alors dans la cavité générale, sous le plancher pulmonaire. Poussez l'incision jusqu'à la partie postérieure du rein de façon à ce que le volet que vous allez rabattre sur le côté droit de l'animal contienne bien le rein et le cœur.

Le cœur est entouré par le péricarde, à l'aide de pinces fines réclinez cette enveloppe.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

b) Observation

Le toit du poumon est parcouru de vaisseaux ; les vaisseaux afférents apportent l'hémolymphe carbonatée, ils alternent avec les vaisseaux efférents qui conduisent l'hémolymphe hématosée au cœur. Le cœur est formé d'une oreillette, antérieure et d'un ventricule postérieur (figure TP2.9). L'hémolymphe hématosée au niveau de la paroi pulmonaire est drainée par une veine pulmonaire qui débouche dans l'oreillette. Les contractions de l'oreillette puis du ventricule poussent l'hémolymphe vers l'aorte qui la distribue aux tissus. Rappelons que le système circulatoire est ouvert.

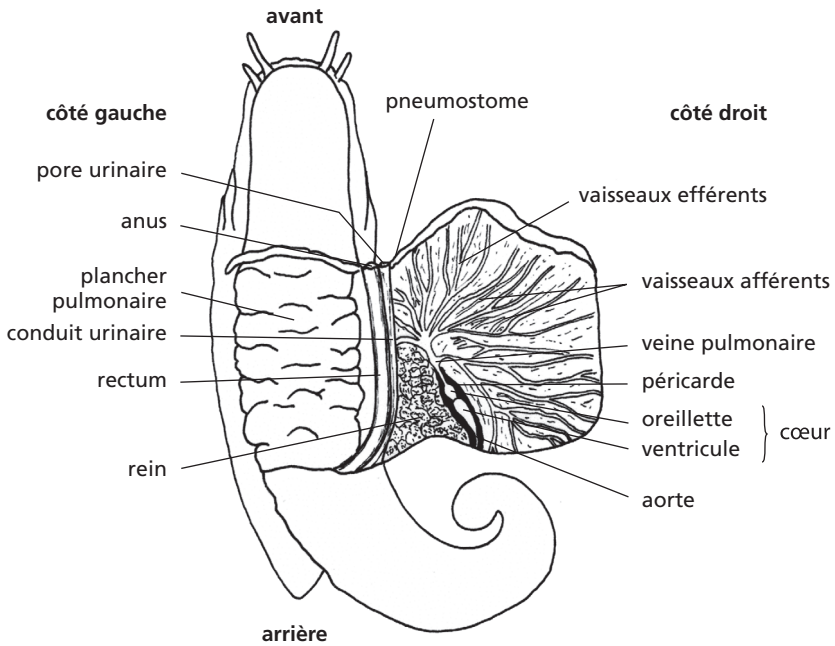


Figure TP2.9
Anatomie du poumon et du cœur chez l'escargot.

2.3 ÉTUDE COMPARATIVE

Les caractères dérivés propres des mollusques sont :

- **le manteau** : un tégument qui sécrète des formations calcaires pouvant édifier une **coquille**, celle-ci peut disparaître ou devenir interne ;
- des branchies, appelées **cténidies** chez les mollusques, qui peuvent être modifiées, disparaître ou être remplacées par des poumons dans des groupes qui ont conquis le milieu terrestre ;
- **la radula** : qui est une structure buccale, de nature chitineuse servant à râper les aliments ; la radula peut disparaître chez les espèces devenues microphages ou être remplacée par une structure en « bec-de-perroquet » chez celles devenues carnassières.
- Le lamellibranche étudié présente une symétrie bilatérale, ce qui n'est pas le cas d'autres lamellibranches comme l'huître ou la coquille saint-jacques. Chez l'escargot la symétrie bilatérale est altérée par l'enroulement de la masse viscérale dans la coquille. Dans les deux cas, le corps est mou (mollusques) et non segmenté.

Au sein de l'embranchement des mollusques, les deux exemples étudiés montrent des appareils respiratoires adaptés soit à la vie aquatique : les branchies des lamellibranches, soit à la vie aérienne le poumon des gastéropodes pulmonés. Dans les deux cas, les gaz respiratoires sont

transportés par l'hémolymphe qui contient de l'hémocyanine. Le circuit est « simple boucle » et le cœur est traversé par de l'hémolymphe hématosée. Le développement de la surface branchiale des lamellibranches est un facteur favorisant les échanges respiratoires, et le mouvement d'eau à ce niveau est important. Compte tenu de la faible demande métabolique de la moule, son appareil respiratoire semble surdimensionné, mais comme il l'a été précisé, les branchies servent aussi à la capture de proies microscopiques. Chez l'escargot, la paroi pulmonaire ne présente ni replis ni dispositifs permettant d'en augmenter la surface et celle-ci est limitée à la partie dorsale (ce qui n'est pas le cas de tous les gastéropodes). Les mouvements respiratoires sont de faible amplitude et l'ouverture du pneumostome est réduite. La concentration d'O_2 dans la cavité pulmonaire varie de 4 à 14 %. Lorsque l'animal est rétracté dans sa coquille, le volume des échanges est très faible. Ici encore le métabolisme est bas et l'apport de dioxygène nécessaire est réduit.

Chez les lamellibranches, les branchies sont contenues dans la cavité palléale, dans laquelle débouchent les appareils digestif, reproducteur et excréteur. Un circuit d'eau organisé parcourt cette cavité. Chez les pulmonés la cavité palléale régresse au cours du développement embryonnaire et le poumon se forme par un repli de l'épiderme qui s'invagine. Les appareils digestif, reproducteur et excréteur ne débouchent pas dans la cavité pulmonaire.

Les lamellibranches produisent un grand nombre d'œufs, de petite taille d'où émerge une larve véligère. Le développement est indirect. Les gastéropodes produisent peu d'œufs (30 à 60) de 2 à 3 mm de diamètre, riches en vitellus. L'éclosion libère un jeune semblable à ses géniteurs : le développement est direct.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Diversité du monde des insectes

TP 3

Plan

3.1 Rappels sur le plan d'organisation des insectes et les types de développement
3.2 Odonates
3.3 Coléoptères
3.4 Diptères
3.5 Hyménoptères
3.6 Synthèse sur les types de développement des insectes

Objectifs

- Présentation de quelques traits permettant d'organiser la diversité des insectes métaboles : ailes, stades du développement postembryonnaire, pièces buccales.
- Approche de quelques ordres : les odonates, les coléoptères, les diptères et les hyménoptères.

Introduction

Les insectes comptent plus d'un million d'espèces différentes, ils ont conquis tous les milieux sauf le milieu marin. Le plus ancien fossile connu date du Dévonien inférieur. Cette classe a conservé une remarquable homogénéité tout en développant des caractères originaux qui ont permis de les regrouper en 29 ordres différents.

3.1 RAPPELS SUR LE PLAN D'ORGANISATION DES INSECTES ET LES TYPES DE DÉVELOPPEMENT

3.1.1 Plan d'organisation des insectes

Voir *Biologie 1re année*, TP10 et 11

Les caractères généraux des arthropodes et des insectes ont déjà été dégagés, rappelons-les :

- ce sont des animaux à symétrie bilatérale donc des **bilatéraliens** ;
- comme tous les arthropodes, les insectes ont un tégument constituant un exosquelette, ce qui implique une croissance par mues, ce sont des **ecdysozoaires** ;
- le corps est segmenté ;
- les appendices et le corps sont articulés, ce sont des **arthropodes** ;
- le système nerveux est ventral par rapport au tube digestif, ce sont des **hyponeuriens**.

Les caractères communs à tous les insectes sont :

- le corps est divisé en 3 parties, ou **tagmes**, la tête, le thorax et l'abdomen. Un tagme est un regroupement de métamères en une unité fonctionnelle ;
- les appendices ont une disposition spécifique : la **tête** porte une seule paire d'antennes, les appendices buccaux sont au nombre de trois paires et les mandibules ne portent pas de palpes. Le **thorax** porte trois paires de pattes locomotrices, une par métamère, ce sont des hexapodes. L'**abdomen**, formé au maximum de onze segments ne porte pas d'appendices locomoteurs ;
- la respiration est trachéenne, ce sont des **trachéates** (ce caractère est partagé avec quelques myriapodes et arachnides) ;
- dans la plupart des ordres, deux paires d'ailes dorsales se développent sur le 2e et le 3e segment thoracique ; elles ne sont fonctionnelles que chez les adultes. Ceux qui portent des ailes sont des **ptérygotes**.

3.1.2 Types de développement

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 12, § 12.5.5

Voir *Biologie 1re année*, TP10 et 11

Rappelons que croissance et développement n'ont pas le même sens. Chez les insectes, la croissance se fait par mues, c'est-à-dire par un renouvellement cyclique de la cuticule (ecdysozoaires).

- Lorsqu'à l'éclosion il sort de l'œuf un organisme semblable à ses parents, comme par exemple chez le criquet ou l'écrevisse, le **développement** est **direct** et le néonate est un jeune.
- Lorsqu'à l'éclosion l'organisme libéré est différent de ses parents, comme par exemple chez la grenouille, le **développement** est **indirect**. Dans ce dernier cas, le néonate est une **larve** et le passage de l'état larvaire à l'état adulte se réalise au cours de la **métamorphose**.

3.2 ODONATES

Les odonates regroupent les insectes désignés communément comme les libellules et les demoiselles.

3.2.1 Adultes (type aeschne)

Ces insectes volent avec aisance et rapidité, ils peuvent même effectuer un vol stationnaire, on les rencontre plus fréquemment au voisinage des mares et des étangs. Ils ont une envergure pouvant atteindre 10 cm, leur tête est volumineuse, leur abdomen est grêle, leurs teintes sont souvent métalliques (figure TP3.1).

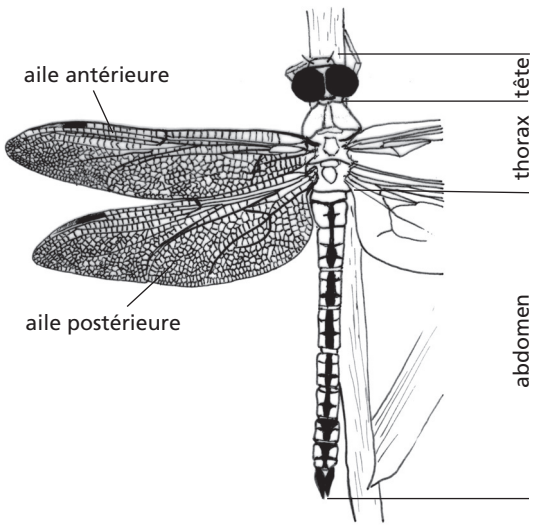


Figure TP3.1 La grande aeschne *Anax imperator* en vue dorsale.

a) Tête

La tête est sphérique elle porte deux gros yeux dorsaux qui se rejoignent au niveau du front. Ces yeux sont composés de la juxtaposition de 30 000 yeux simples ou ommatidies. Les antennes sont courtes et filiformes (figure TP3.2). Les pièces buccales sont de type broyeur à mandibules et à maxilles fortement denticulées (figure TP3.3) en rapport avec le régime carnivore. Les libellules sont des prédatrices actives, elles capturent leurs proies en plein vol.

b) Thorax

Chaque segment thoracique porte une paire de pattes, puissantes, épineuses, participant à la capture des proies ou à la fixation à un support. Les libellules ne se déplacent pas en marchant. Le

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

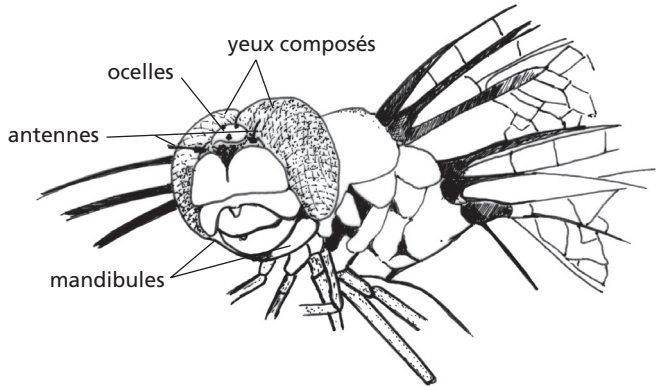


Figure TP3.2 Tête de *Sympetrum sanguineum* en vue de face.

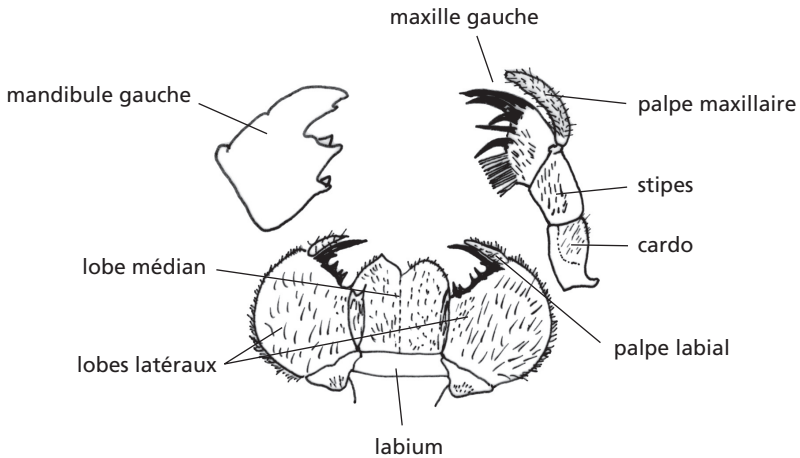


Figure TP3.3 Pièces buccales de *Corduligaster boltonii*.

prothorax est bref (figure TP3.4). Les ailes, dorsales, sont portées par le méso- et le métathorax, elles sont fortement développées, transparentes ou teintées de brun ou rouge selon les espèces, fortement nervurées. L'extrémité de leur bord d'attaque porte souvent une tache noire ou brune. Chez les aeschnes, les ailes postérieures sont plus larges que les antérieures (figure TP3.1). Le mouvement des ailes au cours du vol ne se fait que dans le plan vertical et au repos, elles ne se rabattent pas sur le corps vers l'arrière ; ces aspects caractérisent les **paléoptères**.

c) Abdomen

L'abdomen est long et étroit, il est formé de onze segments, le dernier est réduit et terminé par les génitalia qui permettent une fécondation interne (adaptation au milieu aérien).

3.2.2 Les jeunes et leur biologie

Les stades qui précèdent l'adulte sont appelés tantôt « larves », tantôt « jeunes », ce vocabulaire sera justifié au § 3.2.4. Nous avons choisi « jeune » ou « juvénile », « larve » est tout aussi possible.

a) Mode de vie

Les jeunes sont aquatiques, ce sont de redoutables prédateurs qui s'attaquent aux autres insectes aquatiques, voire à de petits vertébrés (poissons, têtards). La croissance est longue,

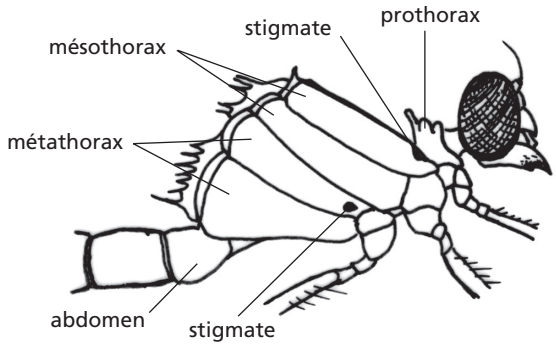


Figure TP3.4 Vue latérale de la région thoracique d'un agrion *Agrion virgo*.

elle se réalise par 10 à 15 mues qui se déroulent sur 3 à 4 ans, en fait cette durée dépend de la température et de la nutrition. Les juvéniles se déplacent par éjection d'eau au niveau de leur rectum où se trouvent des trachéobranchies, ce qui assure du même coup locomotion (nage par réaction) et respiration.

b) Morphologie

Les juvéniles sont pourvus de structures céphaliques comparables à celles des adultes, à la différence du labium qui est développé en un organe ravisseur qui forme le « masque ». Le prémentum et le postmentum sont allongés et repliés l'un sur l'autre, les palpes labiaux forment une pince. Lorsque l'animal déploie brusquement ce masque, il se saisit de proies qu'il rapporte au niveau de la bouche où elles y sont déchiquetées par les mandibules proches de celles des adultes (figure TP3.5). Les yeux, bien développés, le sont moins que chez les adultes.

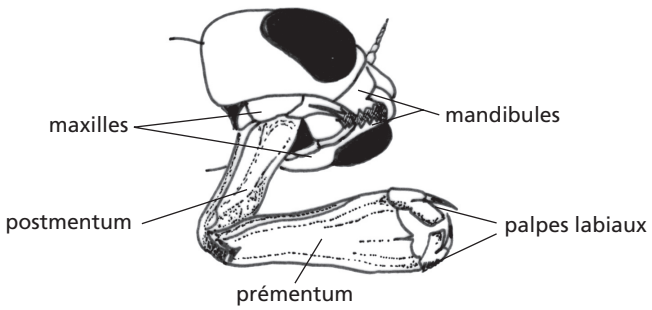


Figure TP3.5
Vue latéro-ventrale de la tête d'un jeune.

Le thorax porte les pattes plus longues (toutes proportions gardées) que celles des adultes qui servent ici à la marche. Le prothorax est bien développé et le méso- et le métathorax sont étroitement réunis. Ils portent dorsalement les fourreaux alaires, les métathoraciques recouvrent partiellement les mésothoraciques. Les insectes dont les ébauches alaires sont externes chez les juvéniles sont des **exoptérygotes**. L'abdomen est large, de section triangulaire, il est formé de onze segments, le dernier est réduit et forme la base des appendices qui encadrent l'extrémité rectale (figure TP3.6).

3.2.3 Quelques odonates

a) Anisoptères

Les adultes ont des ailes inégales : les postérieures sont plus larges que les antérieures. Les ailes sont étalées horizontalement au repos. L'abdomen est de forme et de section variable selon les familles : large à section triangulaire ou étroit à section circulaire.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

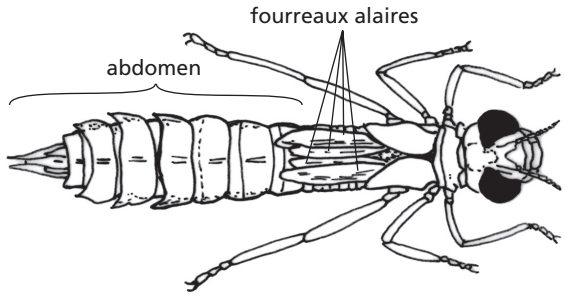


Figure TP3.6 Vue dorsale d'un juvénile d'*Anax imperator*.

Les jeunes sont souvent trapus, leur masque est bombé et leurs trachéobranchies rectales ne sont pas visibles de l'extérieur.
Ce sont les aeschnidae, les corduliidae, les libellulidae.

b) Zygoptères

Les adultes ont des ailes antérieures et postérieures presque égales, elles sont accolées et dressées verticalement au repos (figure TP3.7a). L'envergure ne dépasse pas 60 mm. Le corps est grêle, d'aspect fragile. Les yeux bien développés ne se rejoignent pas dorsalement, ils sont moins volumineux que ceux des anisoptères. Le vol est peu rapide et moins efficace que celui des anisoptères, les mouvements des deux paires d'ailes ne sont pas synchronisés.
Les jeunes sont grêles, et caractérisés par la présence de trachéobranchies externes portées par l'extrémité abdominale (figure TP3.7b).
Ce sont les calopterygidae, les lestidae, les cœnagrionidae (les agrions).

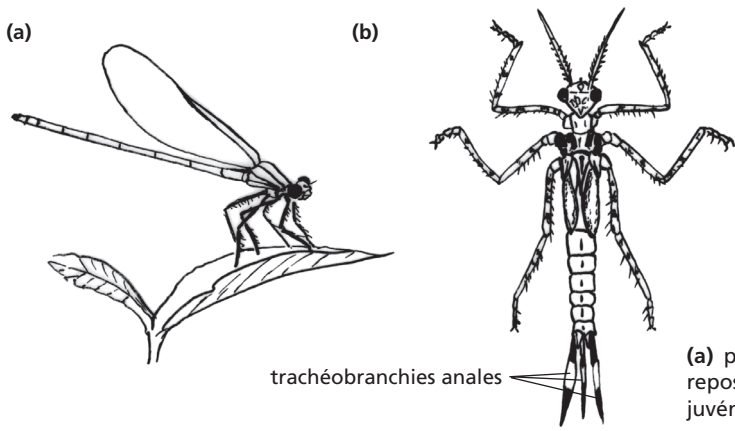


Figure TP3.7
Les zygoptères.
(a) posture d'un adulte au repos ; **(b)** vue dorsale d'un juvénile de *Calopteryx virgo*.

3.2.4 Développement des odonates

Les juvéniles ressemblent plus ou moins aux adultes, les fourreaux alaires sont externes : les odonates sont des **exoptérygotes**. Après la mue d'adulte, il n'y a plus d'autre mue. Chez les odonates, le passage de l'état juvénile à l'état adulte présente des aspects plaidant en faveur d'une véritable métamorphose et d'autres non. Des remaniements fondamentaux en rapport avec le changement de milieu de vie touchent l'appareil respiratoire et l'appareil digestif. Le labium est remanié, les yeux se développent.

Voir *Biologie 1re année*, TP10

En revanche, et s'opposant à une métamorphose vraie, retenons les fourreaux alaires externes qui rapprochent les odonates d'insectes comme le criquet. Pour cet ensemble de raisons, brièvement résumées ici, les odonates sont classés dans les **hémimétaboles** (métamorphose partielle). Le vocabulaire est lui aussi partagé, les stades pré-adultes doivent être appelés

« jeunes » ou « juvéniles » si l'on rapproche les odonates des paurométaboles (§ 3.6.2) comme le criquet, ou bien « larve » si l'on considère qu'il y a bien une métamorphose. Il serait préférable que le terme de « larve » soit réservé aux Holométaboles à métamorphose complète. Le langage courant ne tient pas compte de ces considérations et l'on trouve souvent « larve de libellule » dans des ouvrages de qualité.

3.3 COLÉOPTÈRES

3.3.1 Imagos (type le hanneton)

Ces insectes émergent en abondance tous les quatre ans à la fin du printemps et au début de l'été, de préférence le soir. Ils mesurent 25 à 30 mm, leur teinte est brune (figure TP3.8a). Les adultes ont un vol lourd et maladroit ; ils se dirigent vers les feuillus dont ils consomment les feuilles.

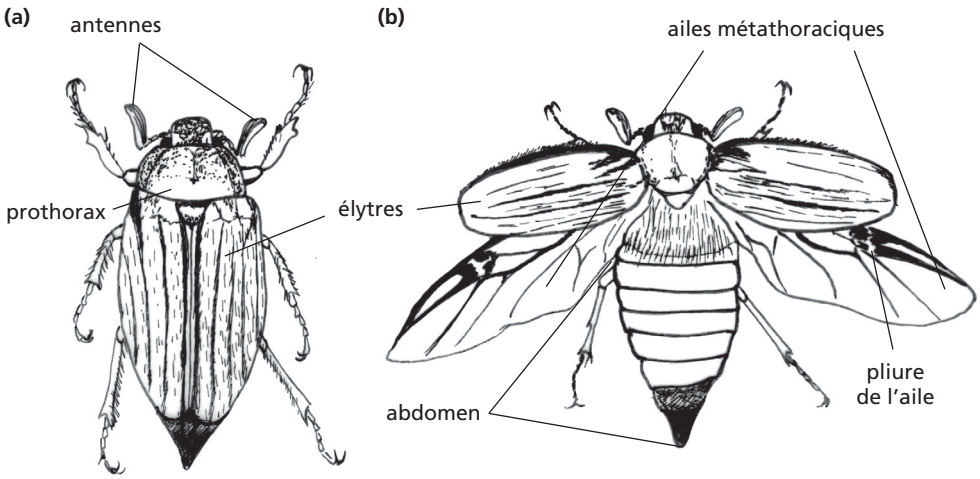


Figure TP3.8 Le hanneton.
(a) vue dorsale ; **(b)** animal en vol.

Les femelles se nourrissent pendant environ deux semaines, elles s'accouplent puis volent vers les champs pour pondre environ 80 œufs dans une cavité qu'elles creusent dans le sol. Les femelles peuvent parfois retourner vers les arbres et effectuer une 2e, voire une 3e ponte.

a) Tête

La tête est de couleur foncée, couverte de soies courtes et serrées. Les pièces buccales sont de type broyeur, les maxilles sont munies de dents facilitant le découpage des feuilles et les mandibules ont une facette masticatrice et un bord tranchant. Les yeux composés sont de petite taille. Les antennes à articles terminaux lamelleux permettent de distinguer les deux sexes : les sept lamelles des mâles sont plus développées que les six des femelles (réception des phéromones et vol vers les femelles).

b) Thorax

Comme chez tous les insectes, le thorax porte trois paires de pattes, elles sont ici de longueur égale, terminées par des griffes en doubles crochets, puissantes, sans spécialisation. Le prothorax, nommé ici corselet, prédomine, il est mobile par rapport aux articles suivants ; sa face dorsale large et lisse forme le bouclier. Le mésothorax et le métathorax sont intimement liés par leurs parties latérales et ventrales mais leur limite est bien visible dorsalement. Les ailes méso-

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

thoraciques forment les élytres (étui = coleo) qui, lorsqu'elles sont repliées au repos, se rejoignent par leur bord médio-dorsal et recouvrent le métathorax et tout l'abdomen. Leur surface externe est parcourue de six côtes longitudinales. Les ailes métathoraciques sont membraneuses ; elles sont disposées transversalement pendant le vol mais, au repos, elles se replient selon un coude et la portion distale vient se loger sous la partie basale (figure TP3.8b). Ce type d'ailes caractérise les **néoptères**.

c) Abdomen

L'abdomen est la partie la plus volumineuse du hanneton, de forme subcylindrique, il se termine en pointe incurvée ventralement. L'abdomen est formé de huit segments, ventralement, le 1er et le 2e sternite sont soudés. Les sept premiers segments portent latéralement, à droite et à gauche, un stigmate.

3.3.2 Stades anté-imaginaux

a) Biologie des larves et des nymphes

Les œufs sont pondus au début de l'été dans les champs à une quinzaine de cm de profondeur, le développement embryonnaire dure quatre à six semaines. L'éclosion a lieu en juillet, les néonates sont des larves, elles sont phytophages, se nourrissent de radicelles ; leurs déplacements sont horizontaux. À l'approche de l'hiver, elles s'enfoncent dans le sol et entrent en hibernation. Au printemps de la 2e année, elles remontent près de la surface et se nourrissent de racines et de tubercules. En octobre, elles s'enfoncent à nouveau et effectuent une seconde hibernation. Au printemps de la 3e année, les larves reviennent vers la surface et se nourrissent activement jusqu'en juillet puis elles s'enfoncent dans le sol jusqu'à une quarantaine de cm et effectuent leur métamorphose. Les imagos émergent de la nymphe en août puis restent sur place et vivent au ralenti jusqu'à la fin du printemps de la 4e année, ils migrent vers la surface en mai et s'envolent vers les arbres en bordure des champs. Les larves, connues sous le nom de « vers blancs », sont des ravageurs des organes souterrains des plantes. La généralisation des labours profonds a pratiquement éradiqué les larves et les hannetons sont devenus rares.

b) Morphologie des larves

Les larves sont recourbées en arc, elles sont de teinte blanchâtre, la tête est brune, la cuticule des mandibules, fortement sclérotinisées, est noire (appareil buccal broyeur). L'extrémité abdominale est renflée, de teinte grise. Le thorax porte trois paires de pattes mobiles. Il n'y a aucune trace d'ailes ou d'ébauches alaires. À la fin de la première année, les larves mesurent 10 à 20 mm, au printemps de la 3e année, elles atteignent une taille de 40 à 50 mm (figure TP3.9a). Cette croissance larvaire se réalise par deux mues.

c) Nymphes

La métamorphose se fait au cours de la nymphose, stade qui précède celui de l'adulte. La larve construit une logette, s'y immobilise et mue en une nymphe sur laquelle on distingue nettement les organes de l'adulte : pattes, ailes, antennes qui ne sont pas collées au corps. La nymphe est immobile, elle ne se nourrit pas. Au cours de la nymphose, de profonds remaniements tissulaires s'effectuent. Lorsque la nymphe mue, il s'en dégage un imago (figure TP3.9b).

3.3.3 Quelques coléoptères

a) Caractères généraux

Les coléoptères sont caractérisés par le développement des ailes mésothoraciques en **élytres** qui recouvrent tout l'abdomen. Elles forment un étui rigide recouvrant les ailes métathoraciques membraneuses. Les pièces buccales sont broyeuses. L'ordre des coléoptères comporte plus de 350 000 espèces à ce jour, il en existe probablement beaucoup plus. Les classifications prennent en compte l'aspect des larves, l'étude des nymphes, les régimes alimentaires, la morphologie des adultes (nervation alaire, pièces génitales…) ou leur anatomie. Il n'est donc pas surprenant que des classifications différentes s'entrecroisent.

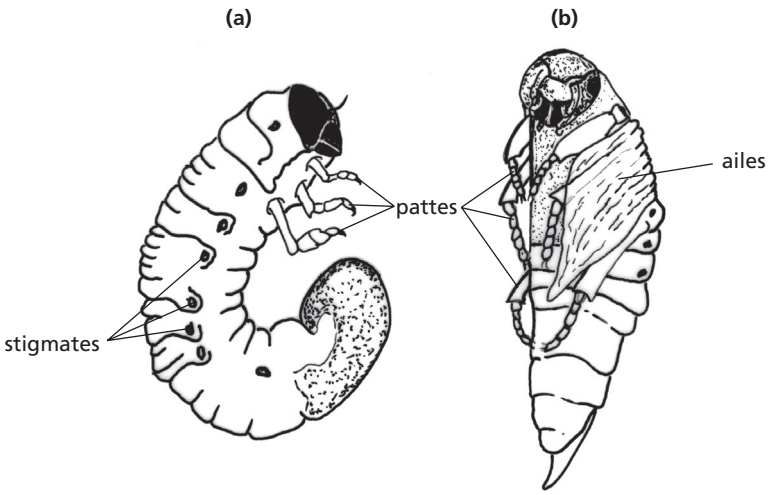


Figure TP3.9 Larve **(a)** et nymphe **(b)** de hanneton.

Les larves peuvent être distinguées en deux catégories qui ne sont d'ailleurs pas strictement réservées aux coléoptères :

- les larves de type **mélolonthoïde** ou **scarabéiforme** dont le type est la larve de hanneton ont un corps mou, une tête sclérifiée et des pièces buccales broyeuses. Elles sont dépourvues d'yeux ou d'ocelles. Elles sont peu mobiles ;
- les larves de type **campodéiformes** sont mobiles, fréquemment prédatrices ; l'exemple de la larve de dytique est caractéristique. Les pièces buccales de type broyeur sont souvent spécialisées vers la prédation. Tête, thorax et abdomen sont dans le prolongement, sans rupture d'aspect.

Les nymphes ont également des formes et des mœurs diverses : certaines sont plus ou moins mobiles, la nymphose a lieu parfois dans une logette ou dans le milieu de vie (ou le milieu nutritif des larves). Lorsque les larves sont aquatiques, la nymphose a lieu hors de l'eau. La nymphose n'est pas un événement brutal et immédiat, avant qu'elle se produise, la larve de dernier stade se déplace comme si elle cherchait l'emplacement de sa métamorphose, puis elle se déplace peu ou pas du tout et elle cesse de se nourrir. Pendant cette période, les événements de la métamorphose s'accélèrent. Les appendices, les ailes, se forment dans des territoires larvaires ou s'expriment, lors de la métamorphose, des propriétés morphogénétiques de type adulte si bien que la nymphe présente d'emblée à l'extérieur certains aspects de l'adulte. Pendant la nymphose, les mécanismes d'**histolyse**, d'**histogenèse** et de **restructuration** caractéristiques de la **métamorphose** se poursuivent.

b) Systématique

Les coléoptères sont classés en trois sous-ordres : les **adephaga**, les **polyphaga** et les **strepsyptères** :

- les adephaga : ils sont généralement carnivores et à larves campodeïformes. On retrouve dans cet ensemble les carabides à larves terrestres (carabus, cicindella) et les dysticides aquatiques et à larves également aquatiques (dysticus, acilius, cybister);
- les polyphaga : ils rassemblent la majorité des coléoptères. Ils sont généralement phytophages ainsi que leurs larves ; ces dernières sont généralement du type mélolonthoïde, mais on connaît également des formes carnassières à larves campodéiformes comme les coccinelles. La systématique est basée sur le nombre d'article des tarses. Les polyphaga phytophages se nourrissent, selon les espèces, à partir des différentes parties des plantes : feuilles, tiges, racines, bois, mais aussi à partir des graines (charançons, bruches) ou des fruits.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Certaines causent des ravages pouvant conduire à des famines humaines : ravageurs du blé, du niébé, du riz, de la pomme de terre. Les bois ouvrés sont également la proie des larves xylophages qui peuvent anéantir charpentes et parquets telle la vrillette ou le capricorne;

- les strepsiptères : ils vivent en endoparasites d'autres insectes. Nous ne détaillerons pas ici. Ces formes, proches des hyménoptères, présentent une forte régression en relation avec le parasitisme.

3.3.4 Développement des coléoptères

Reprenons l'exemple type du hanneton. L'organisme qui éclôt de l'œuf ne ressemble en rien à l'adulte qui lui a donné naissance : il s'agit d'une larve. Cette larve de 1er stade mue au printemps de l'année suivant son éclosion. La larve de 2e stade est semblable à celle de stade 1 mais de taille plus grande. Une autre mue larvaire a lieu au printemps de l'année suivante ; cette larve de 3e stade se nourrit, passe l'hiver, se nourrit à nouveau du printemps jusqu'en juillet. Elle subit alors une 3e mue qui donne une nymphe sur laquelle les ailes sont visibles à l'extérieur. 3 semaines plus tard se produit la 4e mue qui est la mue imaginale. Il a été précisé plus haut que les remaniements qui constituent la métamorphose débutent au cours du dernier stade larvaire (stade 3) et se poursuivent pendant la nymphose.

Nous retiendrons les points suivants qui peuvent être étendus à tous les coléoptères :

l'œuf libère une **larve** qui a une **croissance par mue**. Au moment de la mue nymphale, les ébauches alaires, qui étaient internes chez la larve, deviennent externes. Ces ébauches alaires internes caractérisent les **endoptérygotes**. Il se produit une véritable métamorphose qui entraîne des remaniements fondamentaux chez la larve, cette métamorphose est qualifiée de **complète**. Les insectes à métamorphose complète sont regroupés dans les **holométaboles**. La métamorphose caractérise un **développement indirect**. Après la mue imaginale, il n'y a plus d'autre mue.

Un autre exemple est décrit chez les amphibiens, *Biologie 1re année*, chapitre 12

Pourquoi employer le mot **imago** et non adulte ? Imago vient du latin « image », il est employé ici car ce n'est qu'après la mue « imaginale » que l'on peut reconnaître dans cet organisme l'image de l'espèce parentale. On aurait pu employer le mot imago chez les hémimétaboles.

3.4 DIPTÈRES

3.4.1 Imagos (type la mouche)

Les mouches représentent sur notre planète une biomasse considérable. Bien que souvent indésirées par l'Homme, leurs larves ont une place fondamentale dans les écosystèmes comme nécrophages ou nettoyeurs. Le corps est formé de trois parties bien distinctes : tête, thorax, abdomen (figure TP3.10).

a) Tête

La tête est très mobile. Les yeux composés sont volumineux, ils se rejoignent parfois dorsalement. Entre eux, ou légèrement en arrière se situent les ocelles généralement au nombre de trois. Les antennes sont courtes, composées de trois courts articles, le dernier porte un segment court formé de fins articles portant des soies, il s'agit de l'arista.

Nous décrirons les pièces buccales de *Calliphora erythrocephala*, la mouche bleue (ou mouche à viande) (figure TP3.11a et photo 1 cahier couleur p. 4). Ces pièces buccales sont fortement transformées en trompe permettant la succion de nourritures liquides ou liquéfiées par la salive. La trompe peut être divisée en 3 parties, en partant de la tête : le rostre, l'haustellum et le disque. Les 3 parties peuvent se replier les unes sur les autres et l'ensemble se rétracter jusqu'à être peu visible. Cette trompe correspond à un développement du labium dont la partie terminale forme le disque, constitué par les labelles (palpes labiaux). Ce disque est creusé de pseudotrachées transformées en canalicules ouverts en fentes par lesquelles les liquides pénètrent (photo 2 cahier couleur p. 4). Les pseudotrachées convergent dans un tube suceur formé par une gouttière creusée sur la face antérieure du labium. Cette gouttière est

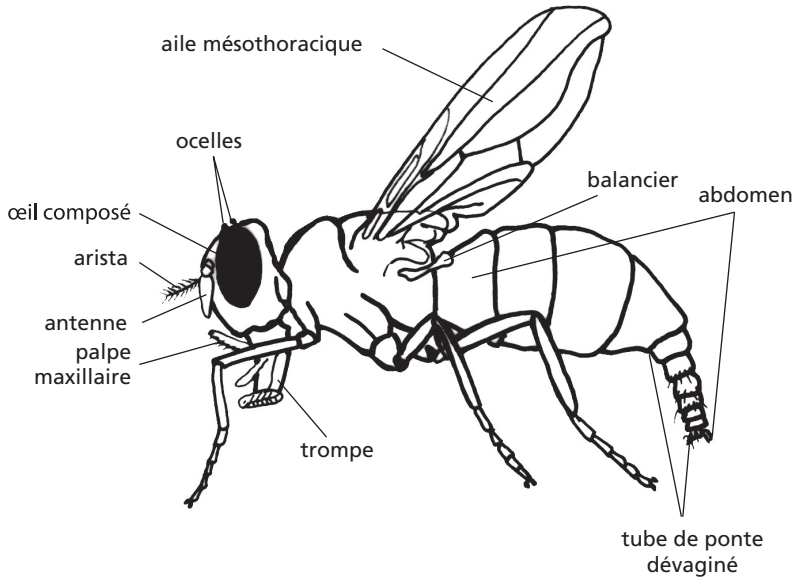


Figure TP3.10 La mouche en vue latérale gauche.

fermée par le labre. Dans la gouttière labiale pénètre une expansion du plancher buccal : l'hypopharynx, creusé des canaux salivaires. Hypopharynx et labre s'accolent et ménagent entre eux le canal alimentaire. Les mandibules ont disparu. Les maxilles sont très transformées, on n'en perçoit de l'extérieur que les palpes maxillaires (figure TP3.11b). Ces pièces buccales sont de type suceur labro-labial.

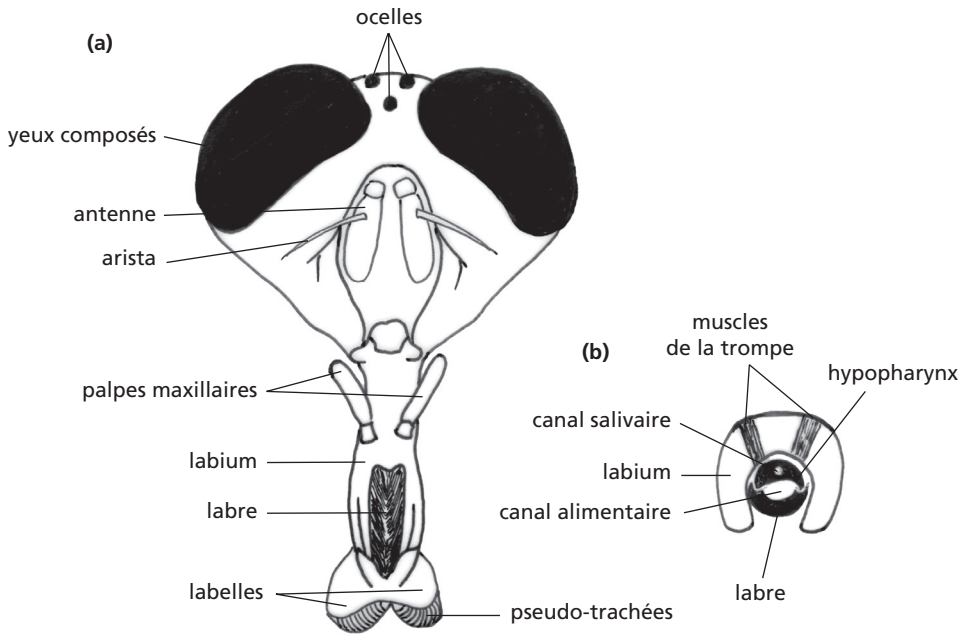


Figure 3.11 Pièces buccales de *Calliphora.*
(a) vue de face ; **(b)** coupe au niveau de la trompe.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

b) Thorax

Des trois articles thoraciques, le mésothorax est le plus développé, en rapport avec les puissants muscles du vol. Les pattes permettent une marche rapide, sur toutes sortes de supports, y compris les plus lisses grâce à des pelotes adhésives portées par le dernier article du tarse. Les pattes portent un grand nombre de soies sensorielles par lesquelles l'insecte apprécie la qualité de sa nourriture.
Les ailes mésothoraciques sont membraneuses, de type néoptère. Les ailes métathoraciques sont transformées en balanciers, ils permettent l'équilibration de l'insecte pendant son vol.

c) Abdomen

Chez la mouche, on ne distingue que quatre à cinq segments, les plus postérieurs peuvent former un organe « télescopique » destiné à la ponte.

3.4.2 Stades anté-imaginaux

a) Larves (figure TP3.12)

La larve de la mouche est un asticot ; celle de *Calliphora* se nourrit de substances organiques en décomposition : elle est sarcophage. La larve vermiforme est apode et acéphale, la partie antérieure est effilée, elle est marquée par la présence de crochets buccaux articulés. L'asticot se déplace par reptation en prenant appui sur des bourrelets ventraux. Il n'y a pas de limite entre les différentes parties du corps, aucune ébauche d'aile n'est visible de l'extérieur (caractère d'endoptérygote). Chez *Calliphora,* les œufs sont déposés par la mère sur un substrat approprié à l'alimentation des larves. L'éclosion libère un asticot qui, par deux mues, passera par trois stades larvaires successifs. La fin du 3e stade larvaire est marquée par l'arrêt de l'alimentation et des déplacements.

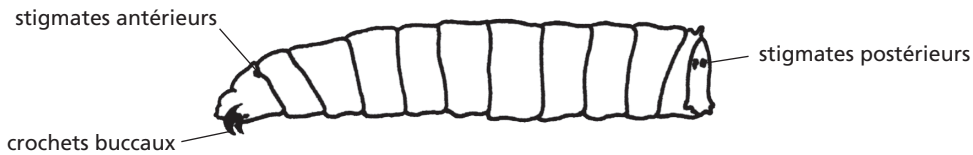


Figure 3.12 Asticot en vue latérale gauche.

b) Nymphes

Après s'être immobilisée, la larve mue en nymphe mais elle reste dans son ancienne cuticule, l'exuvie, qui prend une forme de tonnelet, se teinte de brun et devient dure. L'ensemble forme ce que l'on appelle une **pupe** et l'enveloppe externe (ancienne exuvie) est le **puparium**. Si l'on déchire le puparium, on peut observer la nymphe, telle que nous l'avions décrite chez les coléoptères, celle-ci porte en surface les organes typiques de l'imago ; ils se sont mis en place à partir de **disques imaginaux** (figure TP3.13a et b). Les ailes, invisibles sur l'asticot, sont visibles sur la nymphe : les diptères sont des **endoptérygotes**. La nymphe ne se nourrit pas et poursuit sa métamorphose. Au moment de la mue imaginale, le jeune adulte doit sortir du puparium, il utilise pour ce faire un dispositif particulier : il s'agit du déploiement d'un sac céphalique qui se gonfle d'hémolymphe mise sous pression par la contraction des muscles thoraciques. Ce sac, appelé le ptilinum, provoque la déchirure du puparium. L'adulte s'en extrait, puis le ptilinum se dégonfle et se rétracte dans la tête. La larve de la mouche est complètement différente des adultes qui lui ont donné naissance, le développement est indirect, les diptères sont des **holométaboles**.

3.4.3 Quelques diptères

Les diptères sont représentés par les mouches et les moustiques. Diptère signifie deux ailes, en effet, les ailes mésothoraciques, membraneuses, sont présentes mais les ailes métathoraciques sont transformées en organes sensoriels ou d'équilibration, ce sont les **balanciers** ou **haltères**

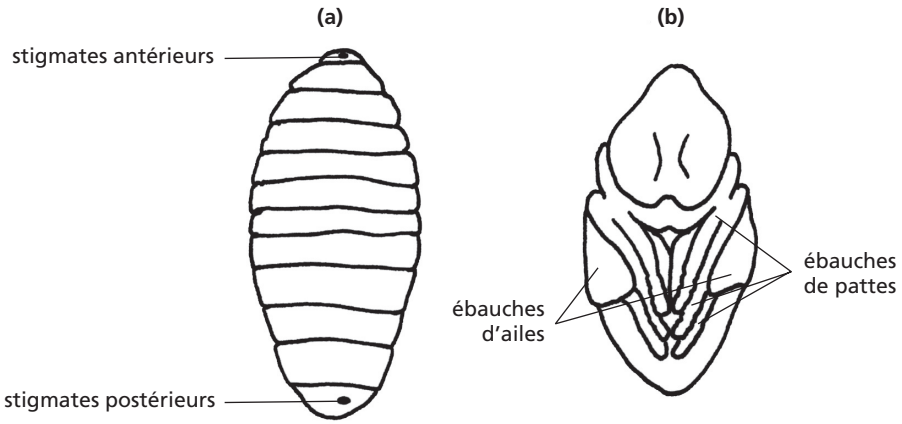


Figure TP3.13 La nymphe.
(a) pupe ; **(b)** nymphe sortie du puparium.

(certaines espèces sont aptères). Les pièces buccales sont adaptées à une nourriture liquide par piqûre ou par succion. L'ordre des diptères comporte au moins 120 000 espèces.

Deux sous-ordres assez différents sont décrits : les nématocères et les brachycères.

a) Nématocères

Ce sont les moustiques ; leurs antennes sont longues, leurs pièces buccales sont piqueuses, ils sont souvent hématophages (les femelles) et dans ce cas, leur salive contient un anticoagulant. Les pièces buccales piqueuses sont formées à partir du développement du labium en gouttière, mais les mandibules et les maxilles sont conservées et transformées en stylets vulnérants (figure TP3.14 et photos 3 et 4 cahier couleur p. 4). Les larves le plus souvent aquatiques sont apodes, avec une tête plus ou moins individualisée. Les nymphes, aquatiques, sont mobiles ce qui est exceptionnel chez les insectes.

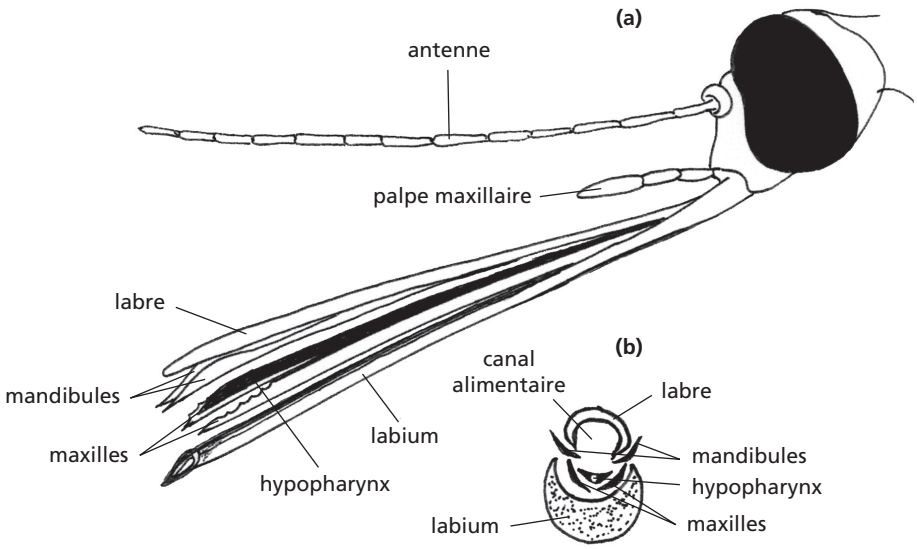


Figure TP3.14 Pièces buccales du moustique.
(a) vue externe, **(b)** coupe transversale des pièces bucales.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Les moustiques ont une importance considérable sur la santé humaine car les femelles piquent le sang et peuvent transmettre des maladies. Les genres culex, anophèle, aedes sont les principaux vecteurs. La liste des parasitoses transmises serait longue, citons seulement le paludisme ou la dengue.
Certains nématocères sont phytophages et provoquent des galles (cecidomyiidés). Les tipules, grands moustiques à vol maladroit (appelés vulgairement cousins) sont sans danger pour l'humain.

b) Brachycères

Ce sont les mouches ; leurs antennes sont courtes, leurs pièces buccales peuvent être conformes à celles décrites plus haut chez *Calliphora*, mais elles peuvent également être piqueuses. La glossine (mouche Tsé-Tsé) vecteur de la maladie du sommeil ou les taons sont hématophages. D'autres sont ectoparasites ou endoparasites par leurs larves ou leurs adultes.

3.4.4 Développement des diptères

Les diptères sont des insectes holométaboles donc à développement indirect, endoptérygotes. Ils ont une croissance par mue. Leur développement passe par des stades larvaires, un stade nymphal et un stade adulte. Après la mue imaginale, il n'y a plus d'autre mue. Le stade nymphal se réalise dans un puparium chez les mouches ; à l'inverse, il peut être libre et mobile chez les moustiques.

3.5 HYMÉNOPTÈRES

3.5.1 Imagos (ouvrière d'abeille)

Dans nos régions, les abeilles sont élevées par des apiculteurs qui prélèvent leur miel. Ces insectes vivent en sociétés organisées en castes à fonctions spécifiques. La morphologie, l'anatomie et la physiologie des individus des différentes castes montrent de notables différences ; nous décrirons des ouvrières (encart TP3.1).

ENCART TP3.1

Déterminisme des castes

La reine est la seule reproductrice de la société. Elle s'accouple au cours du (ou des) vols nuptiaux avec plusieurs mâles et stocke dans sa spermathèque un grand nombre de spermatozoïdes. Elle peut à volonté en libérer quelques-uns au moment de la ponte. Les ovocytes non fécondés se développent parthénogénétiquement en mâles haploïdes (ou faux bourdons). Les œufs fécondés évoluent en femelles diploïdes mais, selon les soins prodigués aux larves, ils donnent soit des femelles fertiles, c'est-à-dire des reines, soit des femelles stériles, c'est-à-dire de ouvrières.

Les ovocytes vierges sont pondus par la reine dans des alvéoles plus grands que ceux où se développeront des ouvrières. Les larves reçoivent une nourriture standard. Si un œuf fécondé est déposé dans un alvéole de petite taille, la larve est nourrie également de nourriture standard composée des sécrétions des glandes mandibulaires et hypopharyngiennes des ouvrières, mélangées à du pollen dans des proportions données. Si l'œuf fécondé est déposé dans un alvéole de grande taille, la larve est nourrie d'un mélange enrichi en sécrétions mandibulaires. La quantité de nourriture qui lui est fournie est beaucoup plus importante que celle donnée aux larves d'ouvrières, cette boulimie enclenche des mécanismes hormonaux qui orientent le développement dans le sens royal. La durée du développement varie selon les castes.

a) Tête

La tête est mobile par rapport au corps. Les yeux composés, de grande taille, sont latéraux, non jointifs dorsalement. Trois ocelles sont portées antérieurement. Les antennes, en fouet, sont courtes. Les pièces buccales des abeilles sont de type lécheur et adaptées à la récolte du nectar

et du miellat. Le labium et les maxilles sont transformés, les glosses du labium se soudent et s'allongent pour former une langue, les palpes labiaux subsistent et sont aussi longs que la langue. Les galéas des maxilles s'allongent et avec les palpes labiaux entourent la langue. Les lacinias et les palpes maxillaires sont réduits (figure TP3.15 et photo 5 cahier couleur p. 4). Les mandibules restent de taille normale, elles sont utilisées à de nombreuses tâches, entre autres à triturer les anthères pour en prélever le pollen.

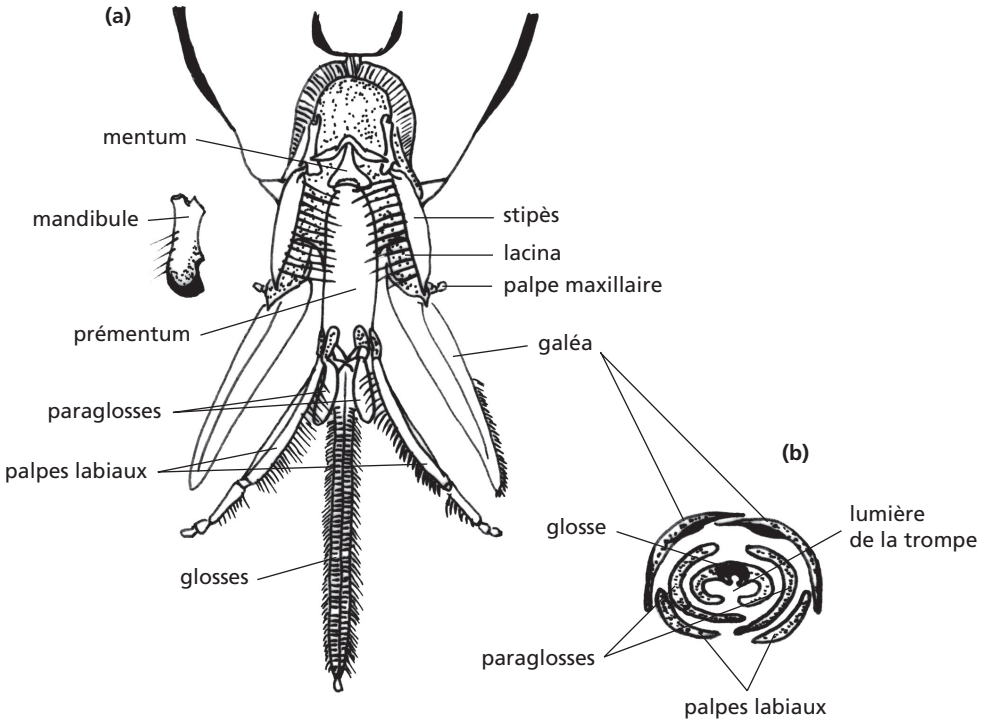


Figure TP3.15 Pièces buccales de l'abeille.
(a) vue ventrale de la tête, les pièces buccales étant artificiellement écartées ;
(b) coupe transversale de la trompe au niveau des paraglosses.

b) Thorax

Le premier segment abdominal est incorporé au thorax. Les trois paires de pattes servent à la locomotion mais également à la récolte du pollen. Les ailes de type néoptère servent au vol sur parfois de longues distances. Les muscles thoraciques puissants assurent le mouvement des ailes à une haute fréquence.

➤ Pattes

Lorsque l'animal termine sa récolte de nectar, il est couvert de grains de pollen retenus dans les soies qui couvrent son corps. Ces grains de pollen sont collectés par les pattes (figure TP3.16). Les pattes antérieures nettoient les antennes à l'aide de l'étrille, ou peigne antennaire, situé entre le tibia et le tarse. Les pattes mésothoraciques nettoient la tête et la région moyenne du corps grâce à une brosse à pollen située sur le premier article du tarse. Les pattes métathoraciques nettoient la partie postérieure du corps grâce au premier article du tarse hypertrophié qui porte des brosses à pollen. En vol, l'insecte rassemble le pollen jusqu'à ces brosses situées sur la face interne du tarse et il le façonne en boulette. Cette dernière est transférée dans une dépression, la corbeille, située sur la face externe du tibia. Le pollen est ainsi transporté jusqu'à la ruche. Les pattes des mâles ou des reines ne portent pas ces différenciations.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

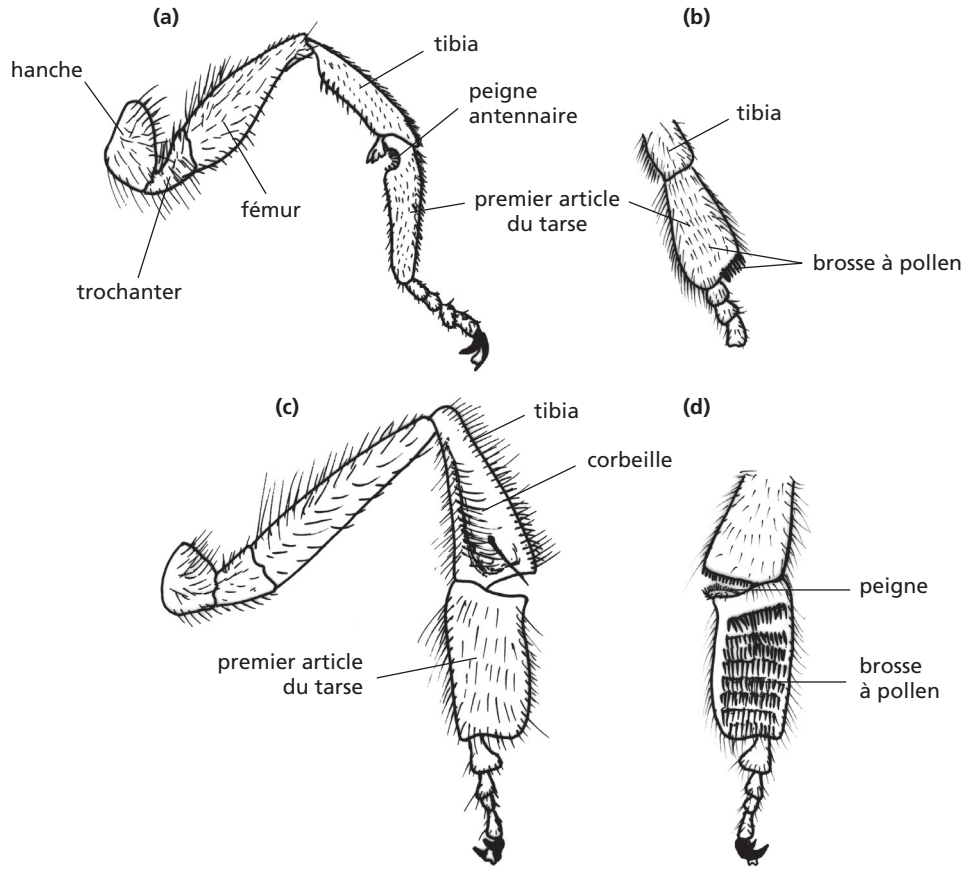


Figure TP3.16 Les pattes de l'abeille.
(a) patte prothoracique ; **(b)** tibia et premier article du tarse de la patte mésothoracique ; **(c)** patte métathoracique, face externe ; **(d)** tibia et premier article du tarse de la patte métathoracique, face interne.

➤ Ailes

Les ailes membraneuses sont couplées en vol par un système de soies (figure TP3.17). Les ailes postérieures ont une surface inférieure à celle des antérieures.

c) Abdomen

L'abdomen est rétréci au niveau du second segment abdominal. L'extrémité abdominale porte un appareil vulnérant ou dard, relié à une glande à venin. Cet appareil est un ovipositeur modifié.

3.5.2 Les stades anté-imaginaux

a) Larves

Les œufs et les larves sont entièrement pris en charge par les ouvrières de la société. Ces larves sont de type vermiforme apodes, c'est-à-dire qu'elles n'ont pas d'appendice locomoteur (ni pattes ni ailes), elles ont une tête réduite portant des yeux et des antennes (larves eucéphales), leur corps est cylindrique, à tégument incolore. Il n'y a pas d'ébauches alaires externes (carac-

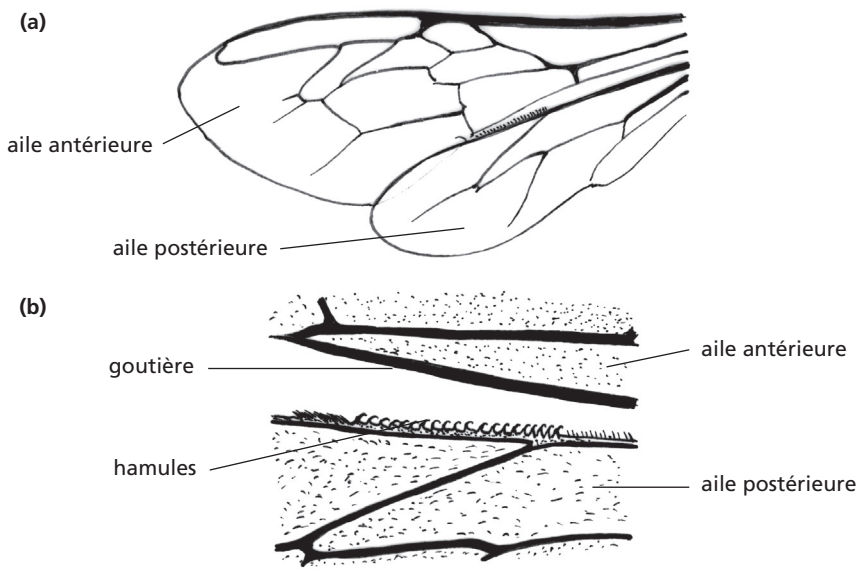


Figure TP3.17 Les ailes.
(a) aile antérieure et aile postérieure accrochées ; **(b)** détail du dispositif d'accrochage.

tère d'endoptérygote). À l'exception des mandibules, les pièces buccales sont rudimentaires. Les larves effectuent quatre mues au cours de leur croissance (cinq stades larvaires) ; la cinquième mue est nymphale. Leur nourriture liquide est un mélange de pollen et de sécrétions des ouvrières. Le développement est de type holométabole.

b) Nymphes

Les nymphes sont nues, les appendices et les ébauches alaires sont libres. Elles sont enfermées dans l'alvéole que les ouvrières ferment par un opercule. Après la mue imaginale, elles en sortent en découpant l'opercule à l'aide de leurs mandibules.

3.5.3 Quelques hyménoptères

Les hyménoptères sont un ordre d'insectes qui rassemble plus de 200 000 espèces regroupant les abeilles, les guêpes, les fourmis ou les ichneumons. Leurs ailes sont membraneuses, les antérieures et les postérieures sont couplées pendant le vol.

Les hyménoptères se répartissent en deux ensembles : les symphytes et les apocrites.

Les **symphytes** (ou tenthrèdes) ont un thorax soudé à l'abdomen sans rétrécissement visible. Ce sont des phytophages à pièces buccales broyeuses. Les femelles ont une tarière en forme de lame de scie avec laquelle elles insèrent leurs œufs dans les végétaux. Leurs larves phytophages sont de type éruciforme, elles portent, en plus de leurs trois paires de pattes thoraciques, une série de fausses pattes abdominales qui les font ressembler à des chenilles de lépidoptères.

Les **apocrites** ont un rétrécissement entre le thorax et l'abdomen bien marqué. Certains sont parasites, ce sont les **térébrants**, d'autres portent un aiguillon, ce sont les **aculéates**.

Les térébrants, à l'aide de leur tarrière, déposent leurs œufs dans les œufs ou les larves d'autres insectes (ichneumons, calcidiens) ou dans des plantes provoquant des galles (cynips).

Les aculéates comprennent les abeilles, les guêpes, les fourmis. Certaines espèces sont solitaires mais d'autres ont développé une vie sociale complexe basée sur des communications chimiques.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

3.5.4 Développement des hyménoptères

Les hyménoptères sont des insectes chez lesquels l'organisme qui éclôt est différent de ses géniteurs : c'est une larve. L'acquisition des caractères parentaux se fait par une métamorphose : le développement est indirect, ces insectes sont des holométaboles. Comme chez les autres holométaboles que nous avons étudiés, les appendices imaginaux et les ailes se sont mis en place à partir de structures qui étaient présentes à l'intérieur de la larve : ce sont des endoptérypotes.

3.6 SYNTHÈSE SUR LES TYPES DE DÉVELOPPEMENT DES INSECTES

3.6.1 Développement des insectes de type thysanoures

Ces insectes n'ont pas été étudiés dans ce chapitre ni les autres mais il est nécessaire de les évoquer brièvement. Ce sont des insectes primitifs qui ne présentent jamais d'ailes : ils constituent les **aptérygotes**, alors que tous les autres insectes sont des **ptérygotes**. Ces petits insectes sont fréquents dans la litière et un représentant, le lépisme ou « poisson d'argent » nous est plus ou moins familier. Les aptérygotes sont, à la taille près, semblables aux adultes dès l'éclosion. On les qualifie d'**amétaboles**. Ils ont une croissance par mue, arrivés à l'état adulte, ils continuent à muer, faisant alterner cycle reproducteur et cycle de mue ; ce cas est unique chez les insectes. La mue d'adulte est donc une mue pubertaire.

3.6.2 Développement des insectes de type criquet

Voir *Biologie 1re année*, TP10

À l'éclosion, le nouvel organisme ressemble à ses parents. Le **jeune** grandit par mues. La croissance ne s'effectue pas à la même vitesse pour les différentes parties du corps, elle est allométrique. La mue d'adulte est la dernière, elle est marquée par le développement des ailes (allométrie majorante) dont les ébauches externes sont présentes chez le jeune : ce sont des **exoptérygotes**. Il n'y a pas de différence morphologique fondamentale entre le jeune et l'adulte, à quelques exceptions près, ils occupent le même milieu et ont le même régime alimentaire. Le développement de ces insectes est de type **paurométabole**. Il n'y a pas de métamorphose, ce **développement** est **direct**.

3.6.3 Développement des insectes de type odonates

À l'éclosion, le nouvel organisme ressemble plus ou moins à ses géniteurs, il ne vit pas dans le même milieu qu'eux. Au cours de la croissance par mue, les stades juvéniles successifs montrent des ébauches alaires externes, ce sont des **exoptérygotes**. Le passage à l'état adulte résulte de profonds remaniements morphologiques et anatomiques par des histolyses de structures juvéniles, des histogenèses de structures adultes ou des remaniements tissulaires. S'y ajoute la croissance allométrique des ailes. Cette mue d'adulte correspond de plus à un changement de milieu. Il y a bien ici les éléments qui définissent une métamorphose, mais les ébauches alaires externes rapprochent les odonates des paurométaboles. Pour cet ensemble de considérations, les odonates ont été classés dans les **hémimétaboles**.

3.6.4 Développement des insectes de type coléoptère, diptère ou hyménoptère

À l'éclosion, le nouvel organisme est différent de ses géniteurs : c'est une **larve**. Elle occupe parfois le même milieu que l'adulte mais le plus souvent un milieu différent ; les pièces buccales sont généralement différentes et même lorsqu'elles sont semblables, adultes et larves n'exploitent pas la même ressource. La croissance de la larve se fait par mue. La larve ne porte pas d'ébauches alaires externes. La métamorphose débute à la fin du dernier stade larvaire et se poursuit au cours du stade nymphal. Le passage de la larve à la nymphe est marqué par l'apparition externe des ébauches alaires et des appendices de l'adulte. Ces animaux sont des **endoptérygotes**, à métamorphose complète ou **holométaboles**. Les différents holométaboles ont des

larves et des nymphes d'aspects différents. Nous en donnerons une description sommaire sans revenir sur les types décrits plus haut.

a) Types de larves

➤ Larves campodéiformes

Elles sont mobiles généralement prédatrices à pièces buccales broyeuses. La tête est courte, le thorax et l'abdomen ne sont pas séparés par un étranglement, les pattes portent 2 griffes et chez les espèces aquatiques des soies natatoires.

➤ Larves mélolonthoïdes (ou scarabéiformes)

Elles ont été décrites plus haut avec l'exemple du hanneton. Plusieurs variations montrent des termes de passage vers d'autres types larvaires ; ceux qui creusent des galeries ressemblent aux larves campodéiformes ou d'autres, xylophages, ressemblent aux larves vermiformes.

➤ Larves éruciformes

Elles présentent en plus des pattes thoraciques, des fausses pattes abdominales ; les pièces buccales sont broyeuses et le régime généralement phytophage.

➤ Larves vermiformes

Un exemple a été décrit plus haut chez le diptère *Calliphora*. Ce sont des larves apodes, la tête est réduite ou absente, les pièces buccales sont rudimentaires ou absentes, le tégument mou et incolore. La nutrition est liquide. Selon le développement de la tête, on distingue des larves eucéphales (exemple de l'abeille) à tête réduite mais visible et à mandibules parfois puissantes, les larves hémicéphales (exemple des diptères brachycères) à tête atrophiée et à mandibules remplacées par des crochets et les larves acéphales à tête absente décrite dans le cas de l'asticot.

b) Types de nymphes

➤ Nymphes libres ou nues

Les appendices appliqués le long du corps n'y sont pas collés : ils sont libres. Ce type se rencontre chez le hanneton ou l'abeille. Les nymphes sont, à part de rares exceptions, immobiles.

➤ Nymphes-momies ou chrysalides

Les ailes et les appendices adhèrent au corps, dans de nombreux cas, elles sont enfermées dans un cocon filé par la larve de dernier stade. Ce type se rencontre chez les lépidoptères (papillons).

➤ Pupes

L'exemple de la mouche a été décrit. La nymphe est emballée dans l'exuvie de la mue nymphale.

CONCLUSION

Les insectes constituent une classe énorme, au sein de laquelle on rencontre une grande variété de types morphologiques, anatomiques et physiologiques. Les jeunes et les larves ont une importance considérable, une longévité parfois étonnante, nous avons vu que celle du hanneton vit 36 mois, le record est celle d'une cigale américaine qui vit 17 ans. Il n'est donc pas surprenant que ce soit à l'état larvaire ou juvénile que les insectes entrent généralement en concurrence avec l'Homme pour l'exploitation des ressources nutritives. La durée de vie des adultes est réduite, elle se résume souvent à l'accouplement et à la ponte.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Annélides polychètes, vers plats, vers ronds

TP 4

Plan

4.1 Annélides polychètes
4.2 Vers plats : étude d'un plathelminthe, *Dugesia*
4.3 Vers ronds : étude d'un némathelminthe, L'ascaris

Objectifs

- Étudier la morphologie générale des annélides et des vers
- Étudier des coupes transversales commerciales d'annélides (polychètes : nereis, arénicole) et autres vers (planaires, ascaris).

4.1 ANNÉLIDES POLYCHÈTES

Ce sont des animaux à corps vermiforme, annelé. Ce corps est mou, de forme effilée, sans pattes et sans éléments durs de type squelettique.

4.1.1 Étude de la nereis : *Perinereis cultifera*

Ce ver marin vit sur nos côtes dans des fonds vaseux ou sableux (animal benthique).

a) Aspect général de l'individu juvénile

Le corps mesure de 10 à 20 cm de long, l'animal est de couleur jaune verdâtre à vert bronze, plus clair dans sa partie postérieure.

Le corps présente une symétrie bilatérale parfaite, au toucher on perçoit qu'il n'y a pas de structures squelettiques internes. Le corps est formé de trois parties distinctes aisément reconnaissables (figure TP4.1) :

- la tête avec des organes sensoriels dorsaux, des organes masticateurs et la bouche ;
- le tronc, subdivisé en segments successifs ;
- le pygidium, ou telson, avec des cirres filiformes et l'anus.

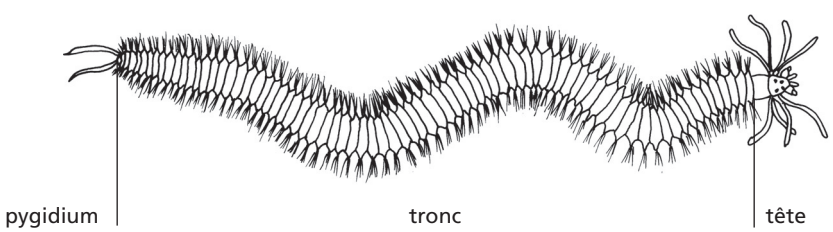


Figure TP4.1 La nereis, vue externe.

b) Morphologie des différentes parties

➤ Tête

Elle est subdivisée en deux régions : le **prostomium** et le **péristomium** (figure TP4.2 et photo 1 cahier couleur p. 5).

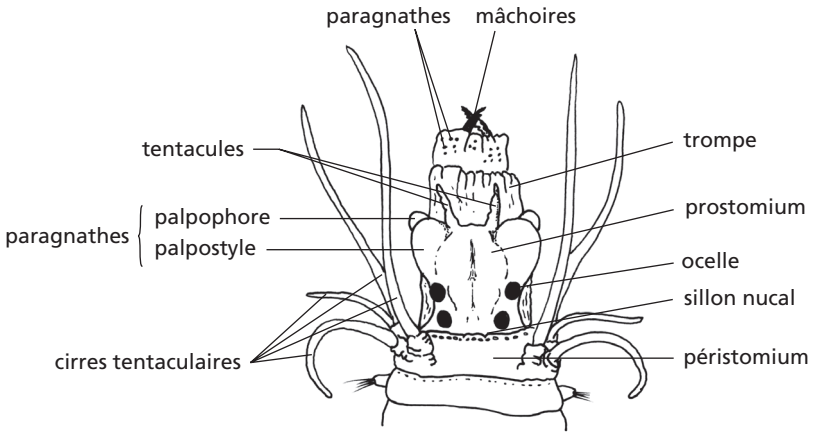


Figure TP4.2 La région céphalique de la nereis (vue dorsale).

Le prostomium, qui signifie « en avant de la bouche », aussi appelé **acron**, porte des organes sensoriels :

- deux tentacules antérieurs dorsaux grêles servent au toucher et à la gustation ;
- deux palpes massifs latéraux ventraux servent au toucher et à la gustation ;
- deux paires d'ocelles dorsaux sont des photorécepteurs rudimentaires ;
- des organes nucaux dans la région séparant le prostomium et le péristomium, ils ont une fonction olfactive.

Le péristomium, qui signifie autour de la bouche. La bouche est ventrale et le péristomium porte deux paires de cirres tentaculaires servant au toucher. Le péristomium comprend également la trompe, une structure extensible qui correspond au pharynx, elle peut s'étendre sous la pression musculaire et faire saillie par l'orifice buccal. La partie antérieure de la trompe porte des mâchoires chitineuses pointues (ou gnathes) et des denticules chitineux (ou paragnathes). La partie postérieure ne porte que des paragnathes. L'animal est un prédateur d'autres vers ou de petits crustacés. En dévaginant sa trompe, les mâchoires s'ouvrent puis se referment sur la proie lorsque la trompe s'invagine, du même coup, la proie est entraînée vers la bouche où elle est triturée par les paragnathes.

➤ Tronc

Il est formé d'unités morphologiques identiques appelées « segments » aplatis dorso-ventralement. Ils portent latéralement des expansions, les **parapodes**, garnies de nombreuses soies (figure TP4.3 et photos 2 et 3 cahier couleur p. 5). Les parapodes, qui sont bien visibles dans la partie moyenne du tronc, comportent une rame dorsale et une rame ventrale. Ils servent d'appui pour la nage de l'animal. En progressant de la région dorsale vers la région ventrale :

- la **rame dorsale**, ou notopode, porte un cirre dorsal à fonction tactile et branchiale, une languette parapodiale supérieure natatoire, des soies, une languette parapodiale inférieure natatoire;
- la **rame ventrale**, ou neuropode, porte des soies, une languette parapodiale natatoire, un cirre ventral à fonction tactile et branchiale.

Les bouquets sétigères convergent intérieurement en une soie puissante, l'**acicule**, qui sert à l'insertion des muscles des parapodes.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ Telson ou pygidium

Il est de forme conique, et porte l'anus et des cirres caudaux tactiles.

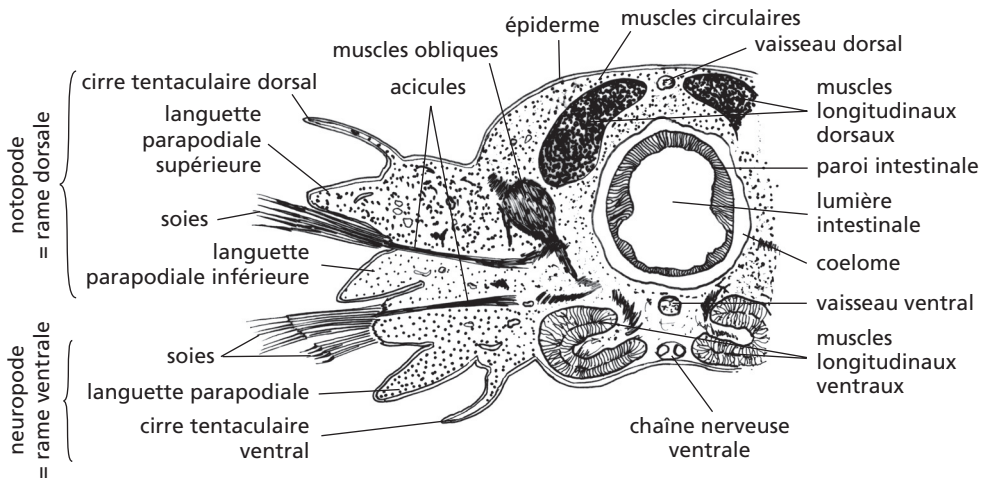


Figure TP4.3 Coupe transversale de la nereis.

c) Étude d'une coupe histologique de nereis

Cette coupe est pratiquée au niveau moyen du tronc (figure TP4.3 et photos 2 et 3 cahier couleur p. 5). On identifie à la surface du corps le tégument, qui est un épithélium simple recouvert d'une fine couche de cuticule. La musculature est formée de fibres lisses. Une couche musculaire circulaire, périphérique, interrompue au niveau des parapodes, provoque une réduction du diamètre et un allongement de l'animal lorsqu'elle se contracte. La musculature longitudinale formée de deux bandes dorsales et de deux bandes ventrales, provoque des mouvements d'allongement et de raccourcissement. Les muscles obliques insérés sur les acicules divisent le cœlome.

Les sacs cœlomiques sont des structures paires délimitées par un endothélium simple qui s'applique contre les masses musculaires ou contre les organes axiaux. Le feuillet qui tapisse l'intérieur est la splanchnopleure et celui qui tapisse l'extérieur est la somatopleure. Ces deux feuillets s'affrontent dans le plan de symétrie de l'animal et forment les mésentères qui semblent soutenir le tube digestif dans le cœlome.

Le tube digestif est axial. La chaîne nerveuse est ventrale par rapport au tube digestif, selon le niveau, la coupe passe par les deux connectifs ou dans un ganglion de la chaîne nerveuse. Un vaisseau ventral et un vaisseau dorsal sont entourés respectivement par le mésentère ventral et le mésentère dorsal. Au niveau du cœlome, et selon le niveau de la coupe, on rencontre les néphridies, organes excréteurs pairs.

La nereis est un animal à symétrie bilatérale (bilatéraliens), présentant une tête antérieure (céphalisation). Le corps, à l'exception de l'acron et du telson, est formé d'unités répétitives identiques, contenant chacune une paire de vésicules cœlomiques, un ganglion nerveux, une musculature symétrique, une paire de néphridies. Cette disposition est **métamérique**. Le système nerveux est ventral par rapport au tube digestif (hyponeurien).

4.1.2 Étude de l'Arénicole

Voir chapitre 2, figure 2.2

L'Arénicole est un ver marin, fréquent sur nos côtes sableuses ou vaseuses, abondant dans la Manche et la mer du Nord. À marée basse, l'animal se signale par un tortillon sableux qu'il laisse sur le sable. L'animal vit dans une galerie à section circulaire en forme de U qui communique avec la surface du sédiment par deux ouvertures. C'est un animal fouisseur et sédentaire.

a) Aspect général de l'individu juvénile

L'animal mesure 15 à 25 centimètres de long, il est de couleur brun foncé à vert et jaune, sur une partie de son corps il porte des touffes de branchies rouges. Le corps est mou, il présente une symétrie bilatérale et, comme celui de la Néréis, il est formé de trois parties (figure TP4.4).

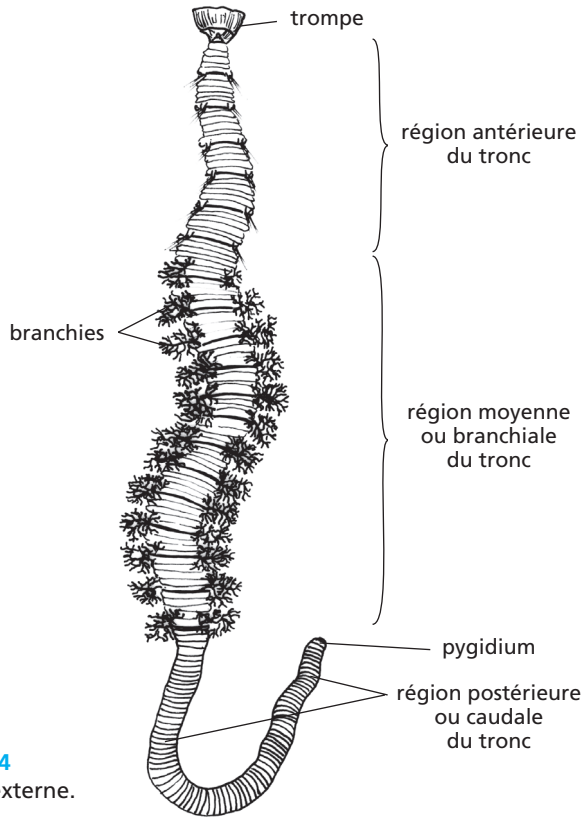


Figure TP4.4
L'Arénicole, vue externe.

b) Morphologie des différentes parties

➤ Tête

Le prostomium : il est réduit à une plaque médio-dorsale trilobée, souvent caché par un repli tégumentaire. Il ne porte que des photorécepteurs rudimentaires.

Le péristomium : il porte la bouche pourvue d'une volumineuse trompe exsertile sur laquelle se trouvent des papilles. L'animal ingère du sable dont il prélève les particules riches en matière organique puis rejette le sable sous forme de boudins cylindriques à la surface du sédiment. Lorsque la trompe est dilatée, son extrémité a la forme d'une ventouse, lorsqu'elle est contractée elle a la forme d'une massue.

➤ Tronc

Il est formé de segments différents selon leur position. Chaque segment est orné de cinq sillons circulaires.

La région antérieure : les six premiers segments sont repérables par leurs parapodes peu développés, sans filaments branchiaux, mais portant un faisceau de soies.

La région moyenne ou branchiale : comporte treize segments dont la séparation n'est bien visible que dorsalement. Chaque segment porte une paire de branchies dorsales en houppes (photo 4 cahier couleur p. 5). Les 2 premières paires de branchies sont moins développées que les suivantes. Des parapodes dorsaux (= rames dorsales), émergent de longues soies en faisceau.

Voir chapitre 2, figure 2.2

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

La rame dorsale, en fait assez latérale, porte des soies en crochet ; à ce niveau débouchent les orifices excréteurs des néphridies.

La région caudale : elle est de longueur variable, son diamètre est réduit par rapport aux parties antérieures. Elle ne porte ni parapodes ni soies ni branchies. La segmentation est peu apparente.

➤ Pygidium

De forme conique, il porte l'anus, largement ouvert.

c) Anatomie

Voir chapitre 2, § 2.2.2a

➤ Dissection

L'objet de cette dissection est de percevoir le rapport entre la segmentation externe et la compartimentation interne. De plus, elle complète l'étude de la respiration par l'observation de l'appareil circulatoire et de l'irrigation branchiale. (figure TP4.5).

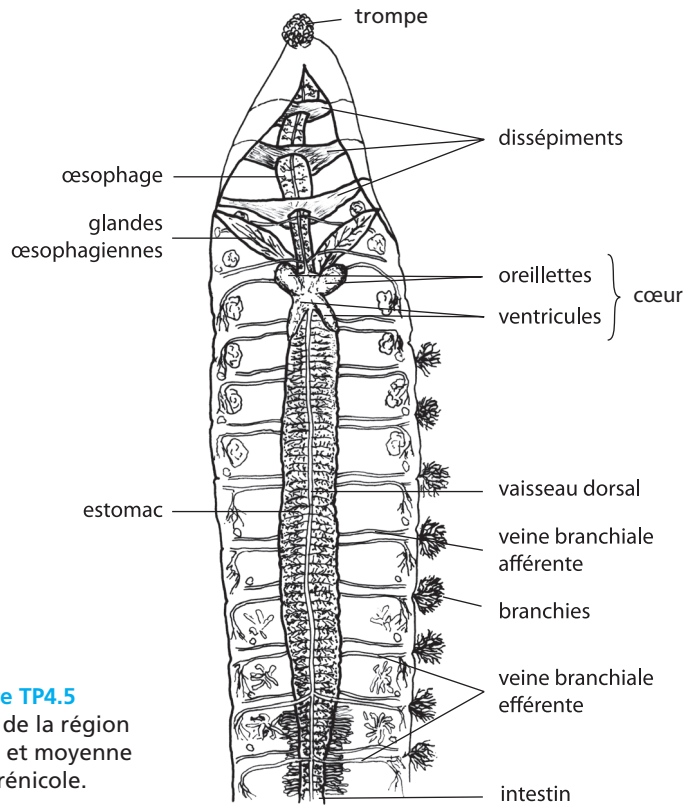


Figure TP4.5
Anatomie de la région antérieure et moyenne de l'Arénicole.

Dans la cuvette à dissection, ouvrir l'animal par la face dorsale. Pratiquer, avec des ciseaux fins, une boutonnière médiane dans la partie postérieure de la région branchiale. Incisez le tégument en suivant la ligne médio-dorsale en allant vers l'avant, prenez soin de ne pas léser le tube digestif.

L'observation des organes en place est facilitée en écartant et en épinglant le tégument. Dans la région antérieure du tronc, des cloisons internes, transversales, les **dissépiments**, séparent les unités anatomiques que sont les métamères. Dans chaque métamère, de part et d'autre du plan de symétrie on observe les cavités cœlomiques. Dans les autres régions du corps, certains dissépiments ont disparu de sorte que la distinction entre métamères et cavités cœlomiques n'est plus possible. Extérieurement, la métamérie est marquée par la présence des parapodes.

Le tube digestif traverse les dissépiments. L'appareil circulatoire est repérable par les vaisseaux dorsaux et ventraux qui traversent les dissépiments. Ces deux vaisseaux sont reliés par des vaisseaux transverses plus petits. Le vaisseau dorsal est contractile, le sang y circule d'arrière en avant. Le vaisseau ventral est appliqué contre l'intestin, le sang y circule d'avant en arrière. Le cœur, situé un segment en avant de la 1re paire de branchies, semble un renflement du vaisseau dorsal, il envoie le sang dans le vaisseau ventral. Dans la région branchiale se dégage, à partir du vaisseau ventral, un vaisseau branchial afférent par métamère. Le retour du sang hématosé est plus complexe. Les vaisseaux efférents se dirigent postérieurement pour former une branche cutanée et font retour à la circulation générale. Ceux des sept paires postérieures aboutissent dans le vaisseau dorsal ; ceux des six paires antérieures débouchent dans le vaisseau sous-intestinal, parallèle au vaisseau ventral, qui se ramifie en une multitude de branches dans les parois de l'intestin.

L'appareil excréteur est constitué par six paires de néphridies (segments 4 à 11). L'urine est rejetée par six paires de pores excréteurs.

Le système nerveux est ventral, on observera la chaîne nerveuse.

➤ Étude d'une coupe transversale de la région branchiale

On retrouve globalement les éléments décrits sur la coupe transversale de la nereis (figure TP4.6). Les muscles obliques séparent la cavité cœlomique en une chambre dorsale et une chambre latérale. Les mésentères sont peu observables.

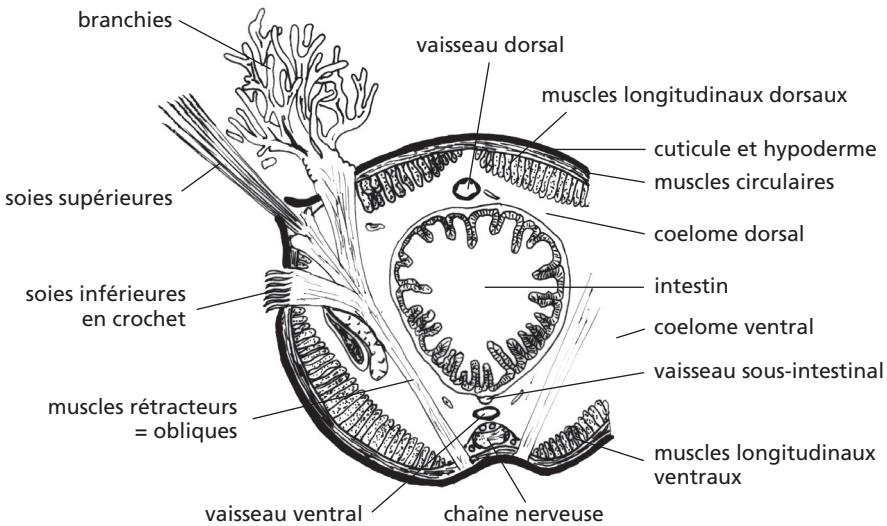


Figure TP4.6 Coupe transversale de l'Arénicole.

4.1.3 Caractères généraux des annélides polychètes

Animaux formés d'anneaux successifs contenant chacun une paire de vésicules cœlomiques. Ce sont des **cœlomates** annélides. Ils ont une symétrie bilatérale, ce sont des **bilatéraliens**. Leur corps est **métamérisé** mais tous les métamères ne sont pas identiques. Une partie antérieure est aisément reconnaissable, il y a **céphalisation**. Le système nerveux est ventral, ce sont des **hyponeuriens**.

4.2 VERS PLATS : ÉTUDE D'UN PLATHELMINTHE, *DUGESIA*

Les plathelminthes sont des animaux vermiformes et plats. Ils occupent tous les milieux, de préférence aquatiques, marins ou d'eau douce. Beaucoup sont parasites. *Dugesia* est une planaire d'eau douce.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

4.2.1 Mode de vie

Dugesia vit dans les ruisseaux lents, les mares et étangs aux eaux fraîches. C'est un animal d'un centimètre de long, de couleur sombre qui rampe sur divers supports, son corps est très déformable. Son phototactisme négatif le rend discret. C'est un prédateur, occasionnellement détritivore qui saisit ses proies en dévaginant son pharynx qui, en se rétractant, apporte les proies dans le tube digestif. Ces animaux hermaphrodites protandres sont dotés d'un appareil génital complexe. L'accouplement est un échange de spermatozoïdes permettant une fécondation croisée. Les œufs sont regroupés dans un cocon avec des cellules nutritives. Le développement est direct. Les planaires ont été très étudiées pour leur multiplication asexuée et leur fort pouvoir de régénération : la division transversale de l'animal est un mode naturel de multiplication asexuée.

4.2.2 Morphologie

L'animal est aplati dorso-ventralement, le sens de ses déplacements indique la région antérieure. La symétrie bilatérale est nette. Le corps est couvert de cellules ciliées et de cellules qui sécrètent un mucus servant à l'adhésion aux supports. On observera à la loupe binoculaire l'animal vivant, placé dans une boîte de Pétri en éclairant par-dessous (figure TP4.7 et photo 5 cahier couleur p. 6). Le corps est plus ou moins transparent, on y remarque une masse médio- postérieure, il s'agit du pharynx qui s'ouvre ventralement par la bouche située par conséquent dans la seconde moitié du corps. Le pharynx se prolonge par l'intestin en un tronc antérieur et deux troncs latéraux et postérieurs. Ces trois troncs intestinaux sont flanqués de nombreux diverticules. La bouche est la seule ouverture du tube digestif. Antérieurement, au niveau de la « tête » se trouvent deux organes photorécepteurs rudimentaires, surmontés par un tégument transparent ; ils ne permettent pas la perception d'images mais seulement de la luminosité. Toujours au niveau de la tête, on peut percevoir une masse sombre, il s'agit du cerveau, une masse ganglionnaire bilobée d'où partent des cordons nerveux longitudinaux ventraux.

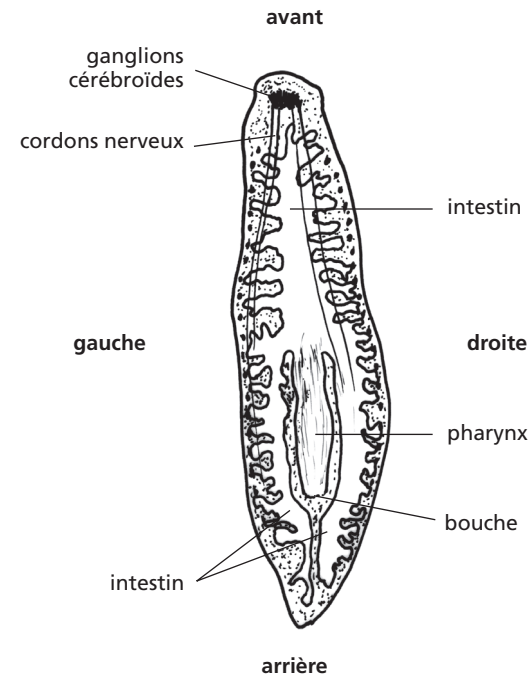


Figure TP4.7 Vue de dessus et par transparence de *Dugesia*.

4.2.3 Étude d'une coupe transversale de *Dugesia*

L'animal est limité par un épithélium simple comprenant des cellules ciliées, des cellules glandulaires et des cellules sensorielles. Sous cet épiderme sont disposées plusieurs couches de cellules musculaires lisses. La couche la plus externe est formée de fibres circulaires, la plus interne est constituée de fibres longitudinales. Sur une coupe pratiquée à son niveau, le pharynx est central. En allant de la lumière vers l'extérieur, on rencontre un épithélium mince, des fibres musculaires et une épaisse couche de cellules glandulaires. De part et d'autre du pharynx, les diverticules intestinaux sont coupés plusieurs fois (figure TP4.8 et photo 6 cahier couleur p. 6).

L'ensemble des organes est emballé par des cellules formant un mésenchyme lâche. Il n'y a pas d'appareil respiratoire, les échanges gazeux respiratoires sont réalisés par diffusion simple à partir du tégument. Il n'y a pas d'appareil circulatoire. L'urine est évacuée par des structures primitives, les **protonéphridies,** dont on peut rencontrer un pore excréteur s'ouvrant dorsalement.

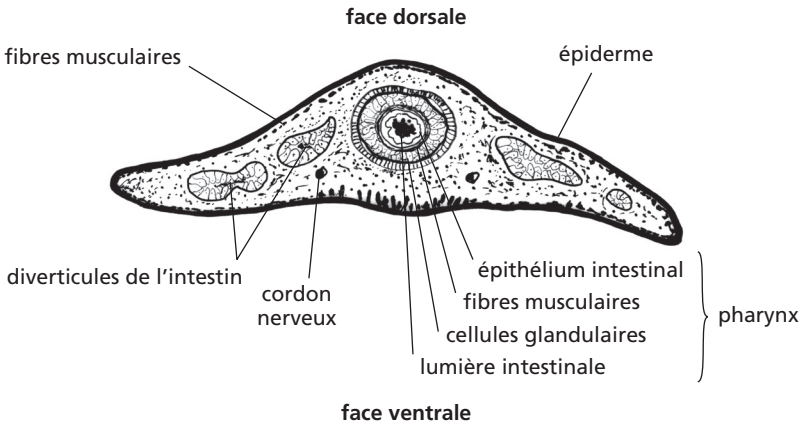


Figure TP4.8 Coupe transversale de *Dugesia*.

4.2.4 Caractères généraux des plathelminthes et classification

a) Caractères généraux

Du point de vue morphologique, le corps est aplati dorso-ventralement, il présente une symétrie bilatérale, une polarisation antéro-postérieure et une polarisation dorso-ventrale. L'espace entre l'épithélium externe (dérivé ectoblastique) et le tube digestif (dérivé endoblastique) est comblé par un mésenchyme d'origine mésoblastique. Il n'existe pas de cœlome. Ce sont donc des **métazoaires triblastiques**, sans cœlome apparent, autrefois qualifiés d'« **acœlomates** ». Ils présentent un système nerveux, une musculature reliée au tégument, un appareil génital, un appareil digestif et un appareil excréteur.

b) Classification

Le phylum compte environ 20 000 espèces. On y distingue les :

➤ Turbellariés

Ce sont des animaux aquatiques libres majoritairement marins, il existe des formes d'eau douce comme *Dugesia* ou de lieux humides. Leur épithélium externe est cilié.

➤ Trématodes

Ce sont des parasites internes (exemple les douves) ou externes de vertébrés. Leur épithélium externe, dépourvu de ciliature, sécrète une cuticule qui le recouvre.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ Cestodes

Communément appelés ténias, ils vivent à l'état adulte en parasites dans la lumière intestinale des vertébrés. Leur tégument est comparable à celui des trématodes. Les cycles biologiques des cestodes et des trématodes sont fortement marqués par la vie parasitaire.

> ***Remarque :*** une erreur commune est de dire, puisqu'ils sont formés d'éléments répétitifs et plus ou moins semblables, que les ténias sont métamérisés. C'est une faute grave car il ne peut y avoir de vésicules cœlomiques chez les plathelminthes, or un métamère contient par définition une paire de vésicules cœlomiques.

4.3 VERS RONDS : ÉTUDE D'UN NÉMATHELMINTHE L'ASCARIS

4.3.1 Modes de vie des nématodes

Les némathelminthes sont un embranchement au sein duquel nous ne considérerons que la classe des nématodes. Ce sont des animaux à corps cylindrique lisse, effilé aux extrémités, couvert d'une cuticule chitineuse dont la présence exclut celle des cils ou de flagelles et impose une croissance par mues. Ils présentent une symétrie bilatérale, un tube digestif et 3 feuillets embryonnaires. Ils sont dépourvus d'appareil circulatoire et respiratoire. Les sexes sont généralement séparés. On compte plusieurs centaines de milliers d'espèces de nématodes. Certaines sont libres, aquatiques ou terrestres, d'autres sont parasites de végétaux : racines, tiges, bourgeons et graines de plantes cultivées où elles causent des dommages énormes. Plusieurs centaines d'espèces parasitent les animaux et quelques dizaines l'humain. Enfin, de nombreuses espèces passent inaperçues en raison de leur petite taille et de leur transparence mais d'autres s'imposent par leur taille (plusieurs mètres de long) et les parasitoses qu'elles provoquent.

4.3.2 Morphologie de l'Ascaris

L'ascaris est un ver rond parasite du gros intestin de grands mammifères : *Ascaris equorum* chez le cheval, *Ascaris suis* chez le porc, *Belascaris canis* chez le chien et le chat, *Ascaris lumbricoides* chez l'humain. La taille est de l'ordre de 10 à 15 cm chez *Ascaris equorum*. Les sexes sont séparés, le mâle est plus court, moins épais que la femelle dont il se distingue également par son extrémité recourbée au niveau de laquelle se trouve une paire de soies recourbées utilisées lors de la copulation. En avant, la bouche est encadrée de trois lèvres lobées. L'anus se trouve à l'autre extrémité, il débouche ventralement (figure TP4.9). La dissection d'une femelle montrerait que l'appareil reproducteur est simple et très développé : son ouverture est située ventralement au tiers antérieur, le vagin est prolongé par deux utérus, chacun étant relié à un ovaire filiforme par un long oviducte (figure TP4.10).

4.3.3 Étude d'une coupe transversale d'Ascaris

On étudie généralement une coupe pratiquée chez la femelle, au-dessous de l'orifice génital, de façon à observer les différentes parties de l'appareil génital (figure TP4.11 et photo 7 cahier couleur p. 6).

Une épaisse cuticule recouvre l'animal, en dessous se trouve un épiderme syncytial. Quatre bourrelets (ou crêtes) internes, issus de l'épiderme, sont disposés l'un dorsalement, l'autre ventralement et deux latéralement. Ces bourrelets servent de points d'ancrage aux muscles qui revêtent la cavité générale. Les bourrelets latéraux renferment de plus les canaux excréteurs. Les bourrelets dorsaux et ventraux abritent les troncs nerveux.

Les cellules musculaires sont de nature myoépithéliales, elles sont formées d'une région basale contractile proche de l'épiderme et d'un volumineux corps cellulaire (photo 8 cahier couleur p. 6).

Le tube digestif est central, il est entouré d'une couche de cuticule fine, sa paroi est faite d'une unique couche de cellules de grande taille.

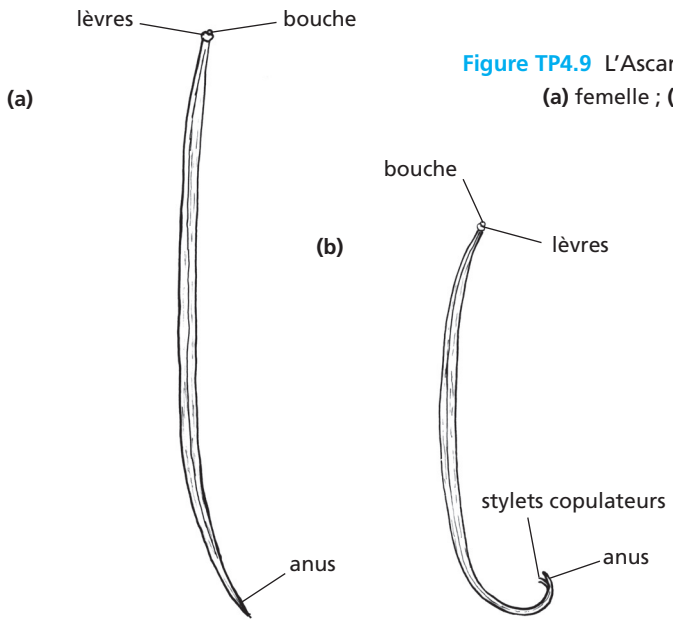


Figure TP4.9 L'Ascaris, vue externe.
(a) femelle ; **(b)** mâle.

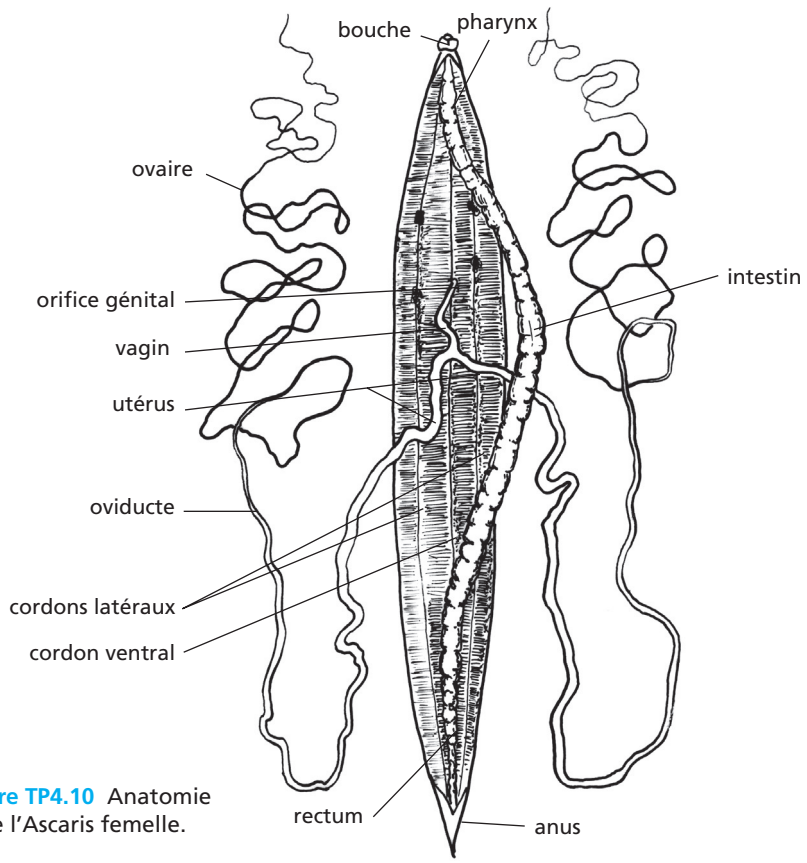


Figure TP4.10 Anatomie de l'Ascaris femelle.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

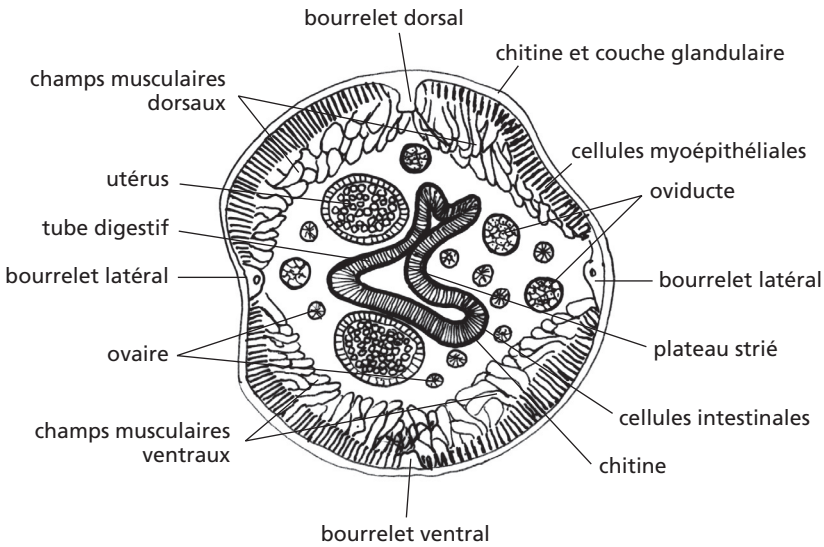


Figure TP4.11 Coupe transversale de l'Ascaris femelle.
Plan de coupe postérieur à l'orifice génital.

La cavité générale est remplie par l'appareil génital. On repère la section des deux utérus, remplis d'œufs entourés d'une coque chitineuse. Les oviductes et les ovaires sont recoupés plusieurs fois. Les oviductes contiennent des ovocytes à différents stades de la gamétogenèse. Dans les ovaires, les ovocytes ont une disposition rayonnante autour d'un axe central. La production d'un nombre considérable d'œufs est à mettre en rapport avec la vie parasitaire. La coque épaisse qui entoure les œufs les protège de l'attaque des sucs digestifs. Les espaces laissés libres contiennent un liquide, **les organes ne sont pas entourés de mésenchyme**.

4.3.4 Caractères généraux des némathelminthes et classification

a) Caractères généraux

Les némathelminthes sont des animaux à corps cylindrique, à section transversale circulaire, à symétrie bilatérale. Ils présentent une double polarité : antéro-postérieure et dorso-ventrale. L'espace entre l'épithélium externe (dérivé ectoblastique) et le tube digestif (dérivé endoblastique) est comblé par un liquide. Les cellules myoépithéliales sont d'origine mésoblastique. Les némathelminthes sont des **métazoaires triblastiques**. Ce sont des organismes pourvus d'appareils et d'organes. La cavité générale, remplie d'un liquide séreux, n'a pas pour origine le creusement d'un cœlome au sein de massifs mésodermiques, il s'agit du vestige d'une cavité embryonnaire le blastocèle. Pour cette raison, les némathelminthes sont des **pseudocœlomates**.

b) Classification

Deux classes diffèrent par la structure de leur tube digestif : les **nématodes** et les **gordiens**.
Les nématodes ont un tube digestif complet alors qu'il est atrophié chez les gordiens.

Diversité des types cellulaires animaux : histologie des mammifères

TP 5

Plan

5.1 Histologie des organes impliqués dans les fonctions de relation
5.2 Histologie des organes impliqués dans les fonctions de nutrition
5.3 Histologie des organes impliqués dans les fonctions de reproduction
5.4 Bilan : classification fonctionnelle des tissus des mammifères

Objectifs

- Identifier les principaux tissus des organes du programme BCPST.
- Reconnaître de façon raisonnée les organes du programme BCPST.
- Étudier la diversité des types cellulaires animaux.
- Comprendre l'organisation des cellules, des tissus ou des organes étudiés dans le cours de biologie des organismes et dans celui sur l'intégration de la fonction circulatoire à l'échelle de l'organisme.

Introduction

Le TP8 de l'ouvrage de 1re année a permis de localiser les principaux organes d'un mammifère, la souris. Nous allons ici étudier la diversité des tissus qui constituent certains de ces organes. Un tissu est formé par l'ensemble des cellules contribuant à une même fonction ; il peut regrouper plusieurs types cellulaires. L'étude des tissus s'appelle l'histologie. La réalisation des préparations de tissus animaux est plus complexe que celle des préparations végétales (encart TP5.1).

ENCART TP5.1

Réalisation des préparations d'histologie animale

La réalisation de préparations microscopiques à partir d'un organe animal comprend cinq étapes principales.

La **fixation** permet la conservation des structures. Le liquide de Bouin est un fixateur couramment utilisé.

L'**inclusion dans un milieu solide** comme la paraffine permet de rigidifier les tissus avant de les couper. Cette inclusion est accompagnée d'une déshydratation de l'objet étudié.

Le **microtome** permet de faire des séries de **coupes fines** (2 à 25 µm) dans un même bloc de paraffine.

Avant de **colorer les coupes** ainsi obtenues, il faut éliminer la paraffine et réhydrater les tissus, car les colorants sont hydrophiles. Le mode de coloration dépend de la nature des cellules à mettre en évidence. De nombreux colorants couramment utilisés sont basiques ; ils vont s'associer préférentiellement avec des composants acides, ce qui explique que le noyau soit souvent nettement coloré.

La coloration est suivie d'une nouvelle déshydratation qui permet un **montage** définitif entre lame et lamelle dans une résine.

La **cryosection** constitue une variante plus rapide de cette méthode, puisqu'elle permet de couper des tissus durcis par congélation.

La réalisation des préparations destinées à être observées au microscope électronique comprend des étapes analogues, avec quelques différences. Les coupes encore plus fines (40 à 80 nm) sont réalisées à l'aide d'un **ultramicrotome**, la coloration est remplacée par une imprégnation par des sels de métaux lourds et l'objet n'est pas monté entre lame et lamelle.

L'ensemble de ces processus peut introduire dans l'objet étudié des modifications que l'on désigne par le terme d'**artefact**. En particulier, des rétractions entre deux zones différentes sont souvent observées.

Nous étudierons les caractéristiques histologiques des organes du programme, regroupés suivant les fonctions auxquelles ils contribuent. Traditionnellement dans la biologie d'un organisme, trois groupes de fonctions sont distingués :

- les fonctions de relation : établissement de relations entre l'organisme et le milieu extérieur ou les autres êtres vivants ;
- les fonctions de nutrition : approvisionnement des cellules de l'organisme en nutriments, dioxygène et élimination des déchets du métabolisme ;
- les fonctions de reproduction : production de nouveaux individus de l'espèce.

En guise de bilan, nous récapitulerons les différents types de tissus rencontrés lors de l'étude de ces organes.

Le tableau TP5.1 précise avec quels chapitres du cours peuvent être reliées les observations de ce TP.

TABLEAU TP5.1 UTILISATION DES CONNAISSANCES ISSUES DU TP5 DANS LE COURS (PROGRAMME BCPST).

Organe	TP5	Chapitres du cours	Organe	TP5	Chapitres du cours
Peau	§1.1		Pancréas	§2.2b	1, 1re année
Muscle squelettique	§1.2	13 à 15	Muscle cardiaque	§2.3a	17
Nerfs, moelle épinière	§1.3	10 et 12	Vaisseaux	§2.3b	18 et 19
Muscle lisse	§2.1	14, 18, 19	Sang	§2.3c	16
Intestin grêle	§2.2a	19	Poumon	§2.4	2
			Gonades	§3	7

5.1 HISTOLOGIE DES ORGANES IMPLIQUÉS DANS LES FONCTIONS DE RELATION

Les fonctions de relation comprennent notamment la protection (par la peau), la locomotion (grâce aux muscles squelettiques). Le système nerveux, qui permet à la fois le traitement des informations sensorielles et le contrôle du fonctionnement des muscles striés squelettiques (fonction d'intégration), sera aussi étudié dans ce paragraphe.

5.1.1 Peau

La peau revêt l'ensemble de la surface du corps. Son épaisseur, sa couleur, la présence éventuelle d'annexes varie d'une espèce de Mammifère à une autre et pour un même individu d'une région à une autre, mais la structure générale est toujours la même.

a) Structure d'ensemble

De la surface vers la profondeur, la peau est constituée de 3 couches superposées.

➤ Épiderme

La couche externe, ou épiderme, est formée de plusieurs épaisseurs de cellules jointives et aplaties ; c'est un **épithélium pavimenteux** pluristratifié. Les assises les plus externes sont constamment éliminées par desquamation. Le renouvellement de l'épiderme est assuré par des mitoses de la couche basale ou couche germinative (figure TP5.1 Coupe longitudinale de peau du doigt, cahier couleur p. 7). Les cellules ainsi produites se différencient par imprégnation de kératine au fur et à mesure qu'elles remontent vers la surface de l'épiderme[1]. Les

1. Les cellules de la couche granuleuse sont caractérisées par des granulations intracellulaires qui témoignent de ce processus de kératinisation.

cellules de la couche cornée desquamante sont mortes et totalement kératinisées. Elles jouent un rôle protecteur contre les rayons ultraviolets, les agressions mécaniques, chimiques et thermiques et la déshydratation.

➤ Derme

La couche moyenne, le **derme**, est formée de cellules non jointives séparées par une matrice extracellulaire abondante, riche en fibres élastiques : c'est un tissu conjonctif fibro-élastique. La limite entre le derme et l'épiderme est sinueuse (figure TP5.1) : des replis de l'épiderme, les **crêtes épidermiques**, s'intriquent étroitement avec des évaginations dermiques, les **papilles dermiques**. Cette disposition renforce l'adhérence de l'épiderme au derme. Le derme est richement vascularisé alors que l'épiderme ne l'est pas. Dans la partie profonde du derme, on repère facilement les corpuscules de Pacini, récepteurs sensibles à la pression (figure TP5.2 coupe de peau du doigt. Détail des couches profondes, cahier couleur p. 7).

➤ Hypoderme

La couche interne, l'hypoderme ou tissu sous-cutané, est surtout constituée de tissu adipeux d'épaisseur variable (figure TP5.2, cahier couleur p. 7).

b) Annexes cutanées

La peau comprend aussi des structures annexes qui dérivent embryologiquement de l'épiderme et dont la présence varie d'un secteur cutané à l'autre (figure TP5.3).

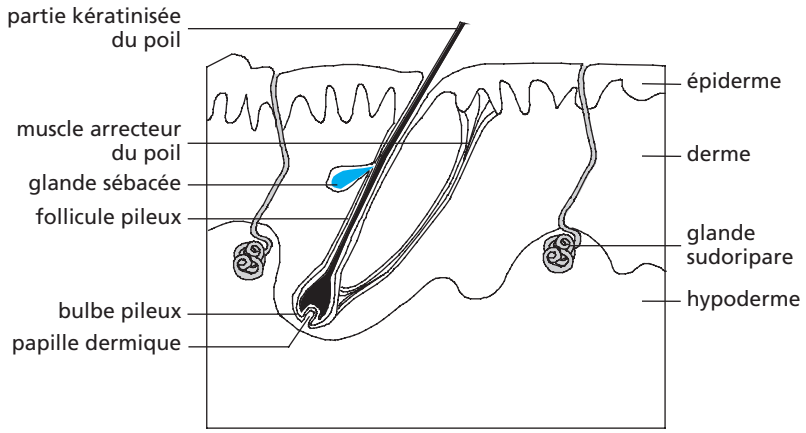


Figure TP5.3 Les annexes cutanées.
Représentation schématique sur une coupe de peau.

➤ Poils

Ce sont des structures allongées obliquement par rapport à la surface de la peau. Entièrement kératinisés, les poils sont produits par des invaginations cylindriques de l'épiderme, les **follicules pileux**. À la base de chaque follicule se trouve un **bulbe pileux**, formé de cellules épidermiques à forte activité mitotique, entourant une **papille dermique** (figure TP5.3).

➤ Glandes sébacées

Ces glandes associées aux follicules pileux (figure TP5.4 Poil et glande sébacée, cahier couleur p. 7) sécrètent le sébum, substance huileuse qui rend hydrophobes les poils et l'épiderme. Elles sont formées de plusieurs acinus sécréteurs qui déversent leur contenu dans un canal sécréteur qui entoure le poil. C'est la dégénérescence cellulaire (et non l'exocytose comme dans les acinus pancréatiques) qui libère les produits de sécrétion. Les cellules qui disparaissent lors de la sécrétion sont remplacées par les divisions des cellules de la couche basale de l'acinus.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ Glandes sudoripares

Elles sont formées par un tube pelotonné, qui est recoupé suivant différentes incidences sur une même préparation (figure TP5.2, cahier couleur p. 7). Le tube sécrétoire est bordé par un épithélium unistratifié.

L'étude qui précède a permis de dégager les principaux rôles de la peau des mammifères :

- protection mécanique, thermique et physiologique contre la dessiccation ;
- sensation : outre les récepteurs tactiles comme les corpuscules de Pacini, la peau renferme des récepteurs thermiques et des récepteurs de la douleur ;
- la thermorégulation, par les poils et les glandes sudoripares ;
- la mise en réserve métabolique dans le tissu adipeux sous-cutané.

5.1.2 Muscles striés squelettiques

L'organisme des mammifères, comme celui de tous les bilatériens, dérive de trois feuillets embryonnaires. Les tissus musculaires constituent les dérivés les plus caractéristiques du mésoderme ; tous possèdent deux propriétés fondamentales : la contractilité et l'élasticité. Chez les mammifères, il existe trois grands types de tissus musculaires structuralement et fonctionnellement distincts : seul le tissu musculaire strié squelettique sera étudié ici ; le tissu musculaire strié cardiaque et le tissu musculaire lisse seront vus avec les organes impliqués dans la vie de nutrition (§ 5.2.1 et § 5.2.4).

Inséré sur le squelette (muscles des membres, cou, thorax, abdomen, face), le tissu musculaire strié squelettique peut se contracter sous le contrôle de la volonté.

a) Observation d'une coupe longitudinale de muscle strié squelettique

Les cellules (ou fibres) musculaires striées squelettiques sont de grande taille (10 à 100 µm de diamètre pour plusieurs centimètres de long) et disposées parallèlement les unes aux autres. Elles doivent leur nom à la striation transversale du cytoplasme (appelé **sarcoplasme**) visible au microscope photonique. On notera aussi la position périphérique des noyaux sous la membrane plasmique (appelée **sarcolemme**). Chaque fibre musculaire striée squelettique est une cellule plurinucléée (figure TP5.5 Coupe longitudinale d'un muscle strié squelettique, cahier couleur p. 8).

Longitudinalement, une fibre est subdivisée en **myofibrilles**, de quelques microns de diamètre, qui s'étendent parallèlement d'un bout à l'autre de la fibre. Chaque myofibrille est constituée de bandes alternativement claires (= isotropes ou I) et sombres (= anisotropes ou A).

b) Observation d'une coupe transversale de muscle strié squelettique

Une coupe transversale permet d'étudier le regroupement des fibres musculaires en plusieurs niveaux de faisceaux, séparés par du conjonctif, le **périmysium**, qui contient des vaisseaux et des nerfs (figure TP5.6 Coupe transversale d'un muscle strié squelettique, cahier couleur p. 8). Une fine conche conjonctive, **l'endomysium**, sépare les fibres musculaires d'un même faisceau. Un conjonctif épais, **l'épimysium** (non visible sur la figure) regroupe tous les faisceaux d'un même muscle.

c) Observation de myocytes au microscope électronique

Le microscope électronique à transmission permet de mieux comprendre l'organisation du cytosquelette du myocyte. En coupe longitudinale, chaque myofibrille est formée de sarcomères mis bout à bout. Le sarcomère comprend deux types de myofilaments du cytosquelette, orientés selon le grand axe de la fibre (figure TP5.7). C'est l'unité fonctionnelle du myocyte strié dont le fonctionnement est étudié au chapitre 13. L'aspect d'une coupe transversale dépend du niveau du sarcomère où elle est pratiquée.

Voir chapitre 13
figure 13.4

Comme détaillé au chapitre 15, la commande des myocytes squelettiques se fait par le système nerveux dont l'histologie sera étudiée au paragraphe qui suit.

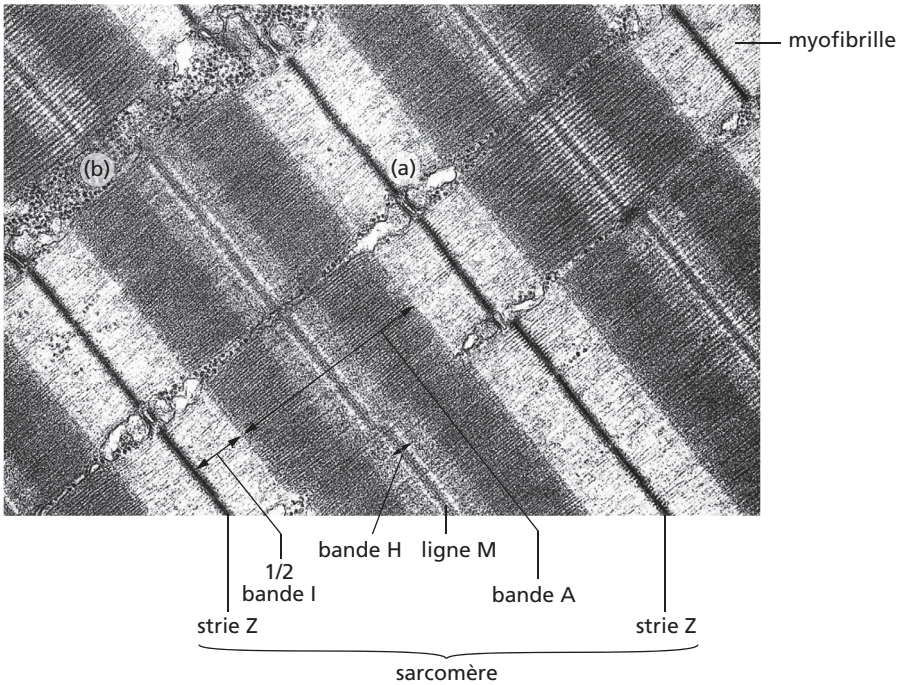


Figure TP5.7 Coupe longitudinale d'un myocyte strié squelettique (MET x 20 000). *(Avec l'aimable autorisation du Centre Technologique des Microstructures (CTμ), Université Claude Bernard – Lyon 1).*

Notez les triades **(a)**, qui associent une invagination du sarcolemme et deux réservoirs du réticulum, et l'abondance des granules de glycogène **(b)**. La préparation a été réalisée dans un muscle de grenouille : les triades sont situées en face des stries Z ; dans un myocyte de mammifère, les triades sont en face de la limite entre bandes A et I.

5.1.3 Système nerveux

Le système nerveux des mammifères comprend deux parties :

- le système nerveux périphérique constitué par les **nerfs** (crâniens et rachidiens), les ganglions nerveux et divers récepteurs sensoriels ;
- le système nerveux central (SNC) formé par l'encéphale (dans la boîte crânienne) et la moelle épinière (dans la colonne vertébrale).

Le tissu constituant le système nerveux (tissu nerveux) comprend deux types de cellules : les **neurones**, cellules conductrices de l'influx nerveux, et les cellules de la **névroglie** qui entourent et soutiennent les neurones.

a) Nerfs : tissus nerveux périphériques

➤ Observation d'une coupe transversale de nerf

Sur la figure TP5.8 (Coupe transversale d'un nerf et détail d'un faisceau, cahier couleur p. 9), les **fibres nerveuses** coupées transversalement (section circulaire) sont groupées en faisceaux séparés par un tissu conjonctif riche en collagène, le **périnèvre**. L'ensemble des faisceaux d'un nerf est emballé dans un conjonctif lâche, l'**épinèvre**. À l'intérieur d'un faisceau, les fibres sont séparées par un fin conjonctif, **l'endonèvre**.

Les fibres nerveuses sont des prolongements neuroniques appelés **axones** de diamètre variable. De nombreux axones sont entourés d'une **gaine de myéline** ; ces axones sont dits myélinisés. Selon le type de préparation, les axones myélinisés montrent deux aspects bien différents ; ils

Voir *Biologie 1re année*, figure 2.22, Les sphingolipides

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

sont entourés soit par une couronne claire (la gaine de myéline de nature lipidique a été dissoute lors de la réalisation de la préparation), soit par un anneau noir (la gaine de myéline est fixée et colorée par le tétroxyde d'osmium). Le microscope électronique permet d'observer que la gaine de myéline est formée par l'enroulement de la membrane d'une cellule de la névroglie associée à l'axone : la **cellule de Schwann**. Il existe aussi des axones amyéliniques, simplement entourés du cytoplasme d'une cellule de Schwann (figure TP5.9).

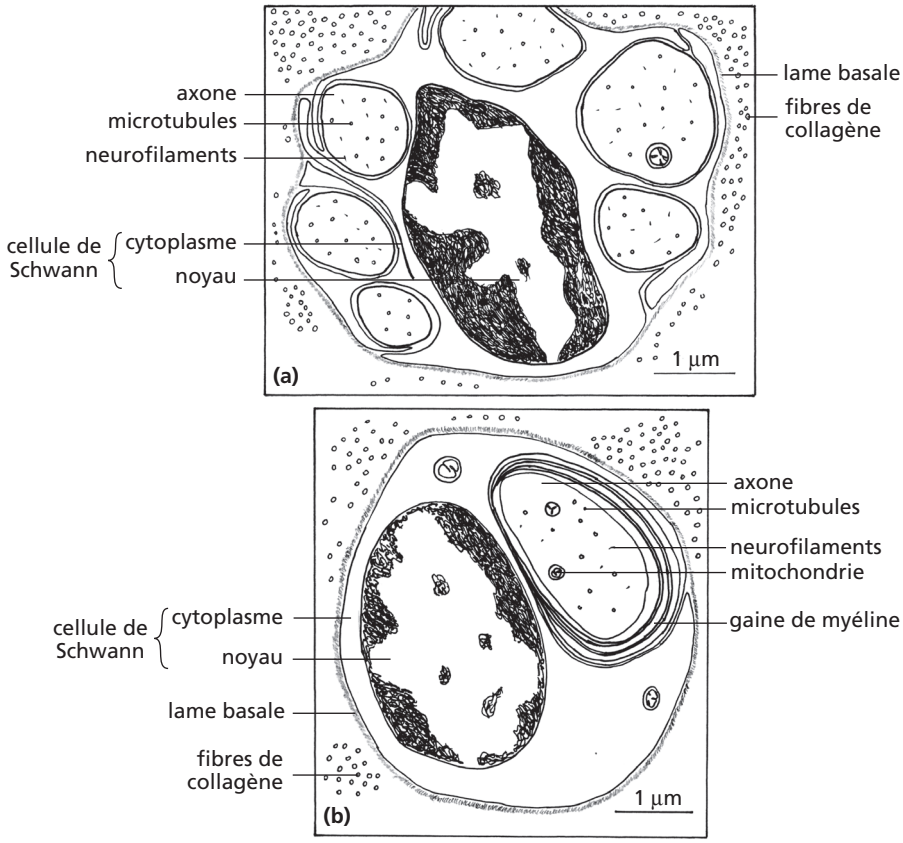


Figure TP5.9 Croquis d'images de coupes transversales de fibres amyéliniques **(a)** et myélinisées **(b)** obtenues au MET.

La figure **(b)** présente les premiers stades de formation d'une gaine de myéline autour d'un prolongement axonique.

➤ Observation d'une dilacération de nerf (ou d'une coupe longitudinale)

La dilacération d'un nerf (nerf sciatique de souris, par exemple) sur une lame de verre à l'aide d'aiguilles fines permet d'en séparer les fibres nerveuses. L'observation de fibres isolées est alors possible (figure TP5.10 Dilacération d'un nerf, cahier couleur p. 10). Notez les étranglements annulaires, correspondant à des interruptions de la gaine de myéline, les nœuds de Ranvier.

➤ Organisation d'une synapse périphérique

La figure TP5.11 permet d'observer l'ultrastructure d'une synapse périphérique, la jonction neuromusculaire. Le cytoplasme du **neurone présynaptique** est riche en mitochondries et en vésicules contenant le neuromédiateur ; la **cellule postsynaptique** se distingue par sa membrane

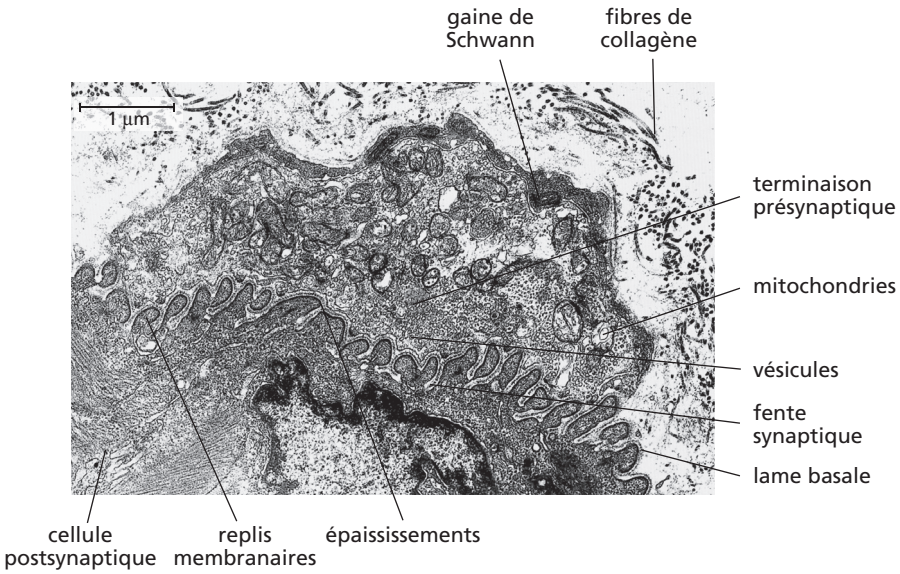


Figure TP5.11 Coupe d'une jonction neuromusculaire (MET x 12 000).
(Avec l'aimable autorisation du Centre Technologique des Microstructures (CTμ), Université Claude Bernard – Lyon 1).

qui présente de nombreux replis et des épaississements caractéristiques. Une lame basale est bien visible entre le neurone et le myocyte.

b) Moelle épinière et tissus nerveux centraux

Macroscopiquement, les centres nerveux apparaissent constitués de deux parties : la substance grise (plus foncée sur les préparations colorées) et la substance blanche (plus claire sur les préparations colorées). La répartition de la substance grise et de la substance blanche diffère selon les régions du SNC. L'organisation de la moelle épinière est la seule au programme.

➤ Observation d'une coupe transversale de moelle épinière

La moelle épinière est entourée des **méninges** ; souvent seule la plus interne (pie-mère) est présente sur les préparations. La substance grise centrale évoque la forme d'un papillon ; les deux paires d'ailes étalées sont appelées les **cornes** ventrales (plus larges) et dorsales (plus effilées). La substance grise est percée en son centre par le **canal de l'épendyme** contenant le liquide céphalo-rachidien. La substance blanche périphérique est interrompue par deux **sillons** longitudinaux (figure TP5.12 Coupe transversale de la moelle épinière, cahier couleur p. 10).
Les critères d'orientation d'une coupe transversale de moelle épinière sont les suivants :

- les cornes dorsales sont étroites, le sillon dorsal étroit et profond atteint le pont de substance grise reliant les deux paires de cornes ;
- les cornes ventrales sont larges, le sillon ventral large et moins profond n'atteint pas le pont de substance grise reliant les deux paires de cornes.

Certaines coupes montrent la racine dorsale ou la racine ventrale d'un nerf rachidien. On peut aussi parfois reconnaître le ganglion rachidien qui est dorsal.

➤ Observation de la substance blanche

Au fort grossissement du microscope, la substance blanche apparaît formée de d'axones disposés parallèlement (figure TP5.13 Coupe transversale de la moelle épinière, détail, cahier couleur p. 10). Ce sont leurs gaines de myéline qui sont responsables de la couleur de la substance blanche.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ Observation de la substance grise

C'est dans les cornes ventrales de la substance grise qu'il est le plus facile de chercher, aux différents grossissements, les corps cellulaires (partie du neurone contenant le noyau) de gros motoneurones. Ils apparaissent comme des taches brunes au faible grossissement ; l'examen à plus fort grossissement révèle la forme étoilée due à leurs prolongements (figure TP5.13, cahier couleur p. 10). Fonctionnellement, deux types de prolongements peuvent être distingués : les axones et les dendrites ; sur les préparations il n'est pas possible de préciser la qualité des prolongements neuroniques. Les cellules gliales (cellules de la névroglie du système nerveux central) occupent les espaces qui séparent les corps cellulaires ; elles sont repérables par leur noyau.

Les centres nerveux sont donc caractérisés par la présence des corps cellulaires des neurones dans leur substance grise.

La structure du neurone, unité fonctionnelle du tissu nerveux, est difficile à appréhender par l'étude des coupes, puisqu'il est presque impossible de couper un neurone sur toute sa longueur. L'organisation commune à tous les neurones est schématisée par la figure TP5.14.

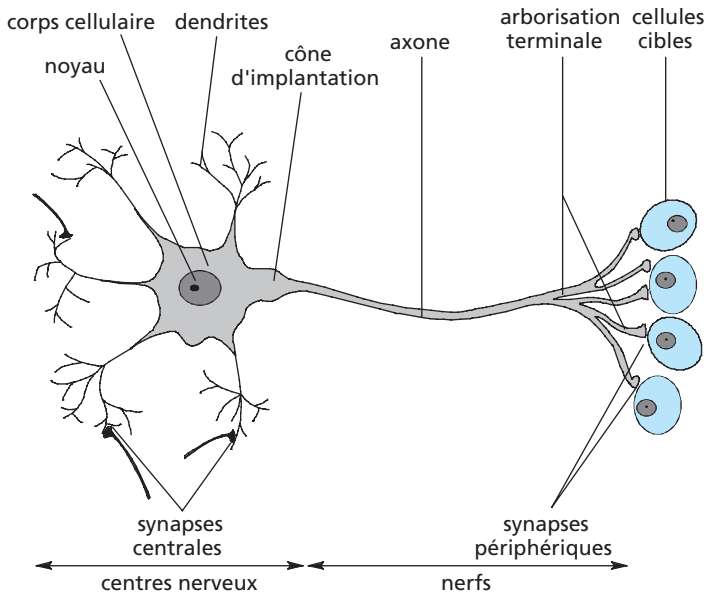


Figure TP5.14 Coupe longitudinale schématique d'un neurone.

5.2 HISTOLOGIE DES ORGANES IMPLIQUÉS DANS LES FONCTIONS DE NUTRITION

Les fonctions de nutrition comprennent entre autres la digestion et la respiration. Le cœur et les vaisseaux sanguins, qui contribuent aux échanges nutritifs des cellules par la mise en circulation du sang, seront aussi étudiés dans ce cadre. Comme la paroi des voies digestives, respiratoires et des vaisseaux comprend des muscles lisses, nous commencerons par étudier ce tissu.

5.2.1 Muscles lisses

Les muscles lisses sont intégrés dans les parois des viscères (tube digestif, appareil respiratoire, appareil urogénital, vaisseaux sanguins). Ils sont spécialisés dans des contractions lentes, longues, de basse puissance et indépendantes de la volonté.

a) Observation de préparations en microscopie optique

Les cellules musculaires lisses sont fusiformes et groupées en faisceaux. Elles se distinguent des myocytes squelettiques par leur petite taille (20 à 200 µm de long pour 1 à 20 µm de large), leur unique noyau central et la disposition de leur cytosquelette : les protéines contractiles ne constituent pas des sarcomères, comme dans les myocytes striés ; il n'y a donc pas de striation transversale, d'où le nom de muscle lisse.
La forme des sections permet de repérer l'orientation longitudinale ou transversale des coupes (figure TP5.15 Fibres musculaires lisses coupées longitudinalement, cahier couleur p. 11).

b) Observation de myocytes lisses au microscope électronique

Le microscope électronique (figure TP5.16) montre d'abondants myofilaments dans le cytoplasme, des granules de glycogène et des mitochondries. Le réticulum endoplasmique est moins développé que dans les myocytes striés. En revanche, il existe aussi une association entre des invaginations de la membrane plasmique, sous forme de vésicules de taille régulière, les **cavéoles** et le réticulum. Les myofilaments s'insèrent sur des plaques d'ancrage à la membrane plasmique. Les composants fibrillaires de la matrice extracellulaire (réticuline, collagène) unissent les cellules lisses les unes aux autres.

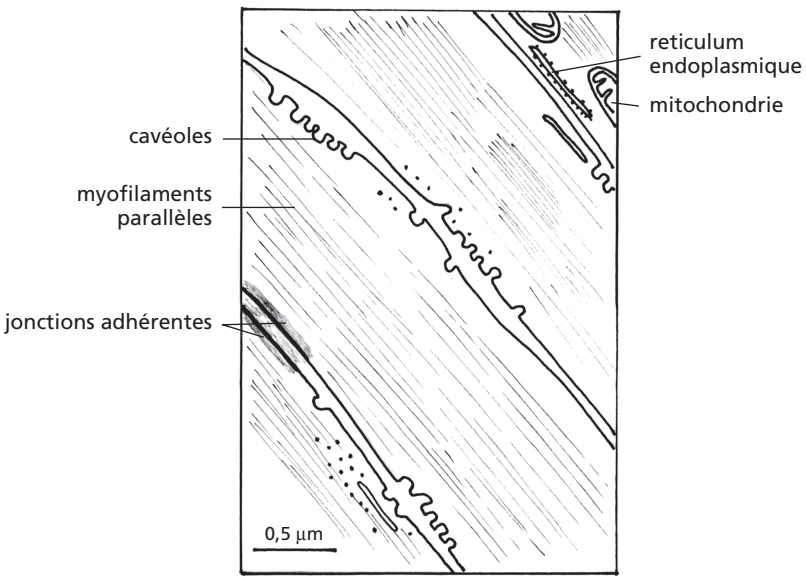


Figure TP5.16 Croquis d'une coupe longitudinale de myocytes lisses (MET).

5.2.2 Appareil digestif

Lors de la dissection de l'appareil digestif de la souris, deux types d'organes ont été mis en évidence : le tube digestif, ouvert sur l'extérieur par la bouche et l'anus et les glandes digestives annexées à ce tube. Dans ce paragraphe, nous étudierons l'histologie d'une portion du tube, l'intestin grêle et d'un type de glande, le pancréas.

a) Intestin grêle

Situé en aval de l'estomac dont il est séparé par un sphincter (le pylore), l'intestin grêle est formé de nombreuses anses intestinales et il comporte trois régions : d'amont en aval, le duodénum, le jéjunum et l'iléon.

➤ Structures communes à toutes les portions de l'intestin grêle

La surface interne de l'intestin grêle est dotée de plis transversaux permanents, les **valvules conniventes** hérissées d'expansions en doigt de gant, les **villosités intestinales** (figure TP5.17

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Coupe transversale d'intestin grêle, cahier couleur p. 11). De la lumière vers l'intérieur du corps, la paroi comporte cinq couches concentriques, encore appelées tuniques (figure TP5.18 Coupe transversale d'intestin grêle de fœtus de cobaye, cahier couleur p. 11).

Muqueuse

Elle est formée de l'association d'un **épithélium de revêtement** et d'un **tissu conjonctif**, le **chorion**. L'épithélium intestinal ne comprend qu'une seule assise cellulaire : c'est un épithélium simple. À plus fort grossissement (figure TP5.19 Détail d'une villosité intestinale, cahier couleur p. 11), on remarque deux types cellulaires :

Voir *Biologie 1re année*, TP2 § 2.3.2

- les **entérocytes** remarquables par leurs microvillosités apicales qui apparaissent comme un « plateau strié » en microscopie photonique ; ce sont les cellules qui absorbent les nutriments présents dans la lumière intestinale ;
- les **cellules caliciformes**, au contenu clair, sont réparties entre les entérocytes ; leur sécrétion muqueuse participe à la lubrification de la lumière intestinale.

Entre les villosités, l'épithélium s'invagine dans le chorion de la muqueuse et forme les **glandes (ou cryptes) de Lieberkühn**. En forme de tube, elles s'ouvrent entre les villosités mais une préparation donnée ne passe pas par toutes les ouvertures des cryptes qu'elle recoupe. Leur sécrétion contient une enzyme antibactérienne (lysozyme) et des immunoglobulines.

Musculaire muqueuse

Elle forme une fine couche de fibres musculaires lisses, sous les villosités intestinales.

Sous-muqueuse

Ce tissu conjonctif, d'épaisseur variable, forme le cœur des valvules conniventes.

Musculeuse

Elle est constituée de deux couches de fibres musculaires lisses : une couche circulaire interne, une couche longitudinale externe.

Séreuse

C'est le tissu conjonctif qui établit la liaison avec les tissus voisins.

➤ Particularités du duodénum

La sous-muqueuse duodénale renferme des glandes formées à la fois d'acinus et de tubes, les **glandes de Brünner** (figure TP5.20 Coupe transversale de duodénum, cahier couleur p. 12). Leurs canaux sécréteurs traversent la musculaire muqueuse et déversent leur sécrétion entre les villosités intestinales. Cette sécrétion a une double fonction : riche en ions hydrogénocarbonate (HCO_3^-), elle neutralise l'acidité du chyme gastrique et riche en mucus (glycoprotéines), elle lubrifie la lumière intestinale.

Les autres portions de l'intestin grêle sont dépourvues de glandes de Brünner. Dans leur chorion, on peut observer la présence de volumineux amas de cellules immunitaires (les plaques de Peyer).

L'étude de l'intestin grêle nous a montré deux types d'adaptation à la fonction digestive :

- l'amplification de la surface d'absorption (à toutes les échelles) grâce aux anses intestinales, valvules conniventes, villosités intestinales et aux microvillosités du plateau strié des entérocytes ;
- l'abondance de glandes et de cellules aux sécrétions muqueuses protectrices et lubrifiantes.

b) Pancréas

Le pancréas renferme deux catégories de cellules sécrétrices bien différentes ce qui donne aux préparations un aspect très caractéristique (figure TP5.21 Coupe de pancréas, cahier couleur p. 12).

Les cellules du **pancréas exocrine** constituent la plus grande partie de la glande. Groupées en **acinus**, elles forment le fond sombre des coupes histologiques. Elles sécrètent le suc pancréatique qui est déversé dans le duodénum via le canal pancréatique.

Les **cellules endocrines** sont minoritaires dans le pancréas ; sur les coupes histologiques elles forment des plages claires qui se détachent sur le fond sombre des acinus : ce sont les **îlots de Langerhans** (figure TP5.21). Elles produisent des hormones (insuline, glucagon, somatostatine) qui sont déversées directement dans le sang des capillaires pancréatiques.
Le pancréas – glande à double sécrétion, endocrine et exocrine – est qualifié de glande **amphicrine**.

5.2.3 Appareil circulatoire

a) Cœur

Le cœur est constitué d'un tissu musculaire strié, le tissu musculaire strié cardiaque.

➤ Observation de préparations en microscopie optique

On s'attachera surtout à repérer les particularités qui permettent de distinguer le tissu strié cardiaque du strié squelettique (figure TP5.22 Coupes longitudinales du myocarde, cahier couleur p. 8) :

- la taille des myocytes cardiaques est plus petite que celle des myocytes squelettiques ;
- les extrémités des fibres bifurquées ou anastomosées, forment un réseau cellulaire tridimensionnel qui autorise les variations de volume des cavités qu'il délimite ;
- chaque fibre comprend un unique noyau en position centrale ;
- la présence aux extrémités de stries transversales, les **stries (ou disques ou jonctions) scalariformes** (caractère qui n'est visible qu'avec certaines préparations).

➤ Observation en microscopie électronique

Sur l'électronographie représentée par la figure TP5.23, on retrouve l'organisation du cytosquelette en sarcomères, d'abondantes mitochondries et des granules de glycogène comme dans les myocytes squelettiques. L'organisation des jonctions scalariformes peut être précisée :

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.4.2

- sur les segments transversaux, l'espace intercellulaire est large (environ 30 nm) et bordé de jonctions adhérentes (desmosomes) ;
- sur les segments longitudinaux, l'espace intercellulaire est étroit (environ 3 nm). ce qui correspond à la présence de jonctions communicantes (jonctions lacunaires ou jonctions *gap*).

b) Vaisseaux sanguins

➤ Structure commune à tous les vaisseaux

La paroi des vaisseaux sanguins (à l'exception de celle des capillaires) est formée de trois couches (ou tuniques) concentriques. De l'intérieur vers l'extérieur, on trouve successivement :

- l'**intima**, essentiellement constituée par un **endothélium** et sa lame basale ;
- la **média**, formée par un tissu conjonctif et des fibres musculaires lisses, en proportion variable d'un type de vaisseau à l'autre ;
- l'**adventice,** tissu conjonctif qui se raccorde aux conjonctifs environnants.

Les parois des plus gros vaisseaux sont elles-mêmes irriguées par des vaisseaux plus fins, les *vasa vasorum*, qui se ramifient dans l'adventice et parfois dans la partie externe de la média.

➤ Artères

Elles sont caractérisées par leur section qui apparaît le plus souvent circulaire sur les coupes. À calibre égal, leur paroi est beaucoup plus épaisse que celle des veines (figure TP5.24 Coupes transversales d'une artériole et d'une veinule, cahier couleur p. 13). Suivant leur diamètre (compris entre 25 mm et 20 µm), on note des différences dans l'organisation de la média. Nous distinguerons deux grands types.

Artères élastiques

Ce sont les grosses artères situées immédiatement en aval du cœur. Leur intima présente une couche conjonctive sous l'endothélium, ce qui en augmente l'épaisseur ; la média est riche en fibres élastiques mais pauvre en fibres musculaires lisses (figure TP5.25 Coupe transversale de l'aorte, cahier couleur p. 13). La caractéristique essentielle de ces vaisseaux est **l'élasticité**.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

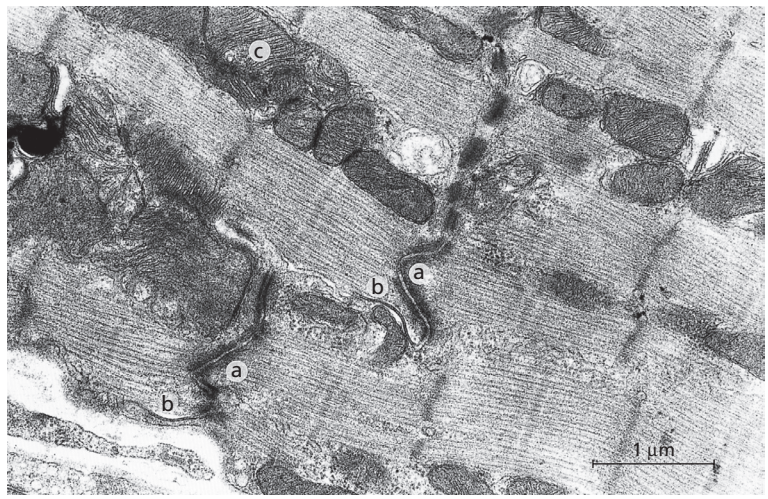


Figure TP5.23 Coupe longitudinale de cellules myocardiques montrant des jonctions scalariformes (MET x 16 000). *(Avec l'aimable autorisation du Centre Technologique des Microstructures (CTμ), Université Claude Bernard – Lyon 1).*

Notez l'état de contraction des sarcomères (rétrécissement de la bande I). L'image détaille une jonction scalariforme entre deux cellules, avec des desmosomes sur les segments transverses **(a)** et des jonctions communicantes ou *gap-junctions* sur les segments longitudinaux **(b)**. Remarquez aussi l'abondance des mitochondries **(c)**.

Artères musculaires et artérioles

Situées en aval des artères élastiques, elles sont plus fines (jusqu'à 20 µm) et la média y est riche en fibres musculaires lisses (figure TP5.26 Détail de la paroi d'une artère musculaire, cahier couleur p. 13). Dans les artérioles, situées à l'amont des réseaux capillaires, média et adventice sont d'épaisseur voisine. La caractéristique principale de ces vaisseaux est la **contractilité**. Ils présentent un diamètre variable, ce qui se remarque aux replis que présente fréquemment leur intima sur les préparations et qui montrent la diminution de diamètre du vaisseau consécutive à la contraction des fibres lisses de la média (vasoconstriction).

➤ Veines

Leur calibre va de 20 µm (veinules situées immédiatement en aval des capillaires) à 30 mm (grosses veines). En coupe, leur paroi mécaniquement flasque leur confère une section aplatie (figure TP5.24, cahier couleur p. 13). Veines et veinules sont caractérisées par un endothélium souvent plissoté, une média peu épaisse, relativement riche en fibres élastiques et pauvre en fibres musculaires lisses ; l'adventice forme la tunique la plus épaisse, dotée de fibres de collagène.

➤ Capillaires

Les capillaires sont des vaisseaux très fins (4 à 40 µm de diamètre). Leur paroi très mince est réduite à un endothélium (0,2 à 0,5 µm d'épaisseur) appuyé sur une lame basale (figure TP5.32). La propriété principale des capillaires est leur perméabilité : ils sont les seuls sites d'échanges entre le sang et les tissus via le liquide interstitiel qui baigne les cellules. Les capillaires sont des tubes passifs non contractiles ; le débit sanguin y est réglé en amont.

Les plus répandus dans l'organisme sont les capillaires continus dont le diamètre est compris entre 8 et 10 µm (endothélium de 0,2 à 0,5 µm d'épaisseur). Leurs cellules endothéliales aplaties et jointives (jonctions serrées étanches) constituent une barrière ininterrompue doublée par une lame basale continue localement bifurquée pour englober des cellules étroitement accolées à l'endothélium, les péricytes.

c) Sang

Voir *Biologie 1re année*, TP4, figure TP4.4

La centrifugation d'un sang rendu incoagulable permet de séparer les deux fractions constitutives du sang : le culot de centrifugation constitué de cellules, les **éléments figurés** du sang, et le surnageant liquide appelé **plasma** (phase aqueuse du sang).

Les cellules sanguines représentent environ 45 % du volume sanguin total d'un adulte. Elles peuvent être dénombrées après dilution à l'aide d'une lame de comptage. Elles forment une population cellulaire morphologiquement et fonctionnellement hétérogène qui peut être étudiée sur un frottis sanguin.

➤ Réalisation d'un frottis sanguin

Une goutte de sang est étalée sur une lame à l'aide d'une lamelle (figure TP5.27). Après séchage à l'air et coloration, la préparation est observée **sans lamelle**.

On utilise souvent une double coloration :

- le colorant de May Grünwald est une solution d'éosine (rose et acide) et de bleu de méthylène (basique) dans l'alcool méthylique. L'alcool joue le rôle de fixateur ; l'éosine colore en rose les cellules au cytoplasme basique (cellules acidophiles) ; le bleu de méthylène colore en bleu sombre les lysosomes de certains globules blancs (cellules basophiles) ;
- le colorant de Giemsa est une solution d'azur de méthylène ; il colore les noyaux et les granulations de certaines cellules (cellules neutrophiles).

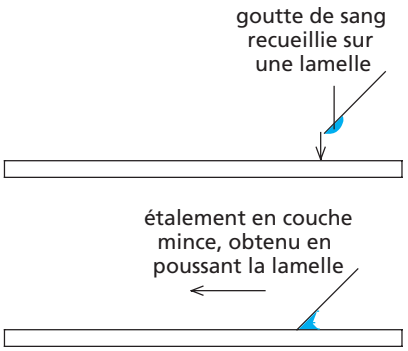


Figure TP5.27 Étalement d'une goutte de sang pour réaliser un frottis sanguin.

Trois classes fonctionnelles de cellules sanguines peuvent être observées sur un frottis sanguin : les **globules rouges** (hématies ou érythrocytes), les **globules blancs** (leucocytes) et les **plaquettes** (thrombocytes).

➤ Globules rouges ou hématies

Sur un frottis observé au microscope optique (figure TP5.28 Observation d'un frottis sanguin, cahier couleur p. 14), les hématies sont circulaires, d'un diamètre moyen compris entre 7 et 8 µm. L'altération des membranes peut cependant leur conférer une forme en châtaigne. Leur couleur rose est due à la fixation de l'éosine dans le cytoplasme ; elle est plus prononcée sur les bords qu'au centre ; ceci révèle une épaisseur plus forte au bord qu'au centre de l'hématie. Ainsi le globule rouge a la forme d'un disque biconcave de 2 µm d'épaisseur maximale autorisant un rapport (surface/volume) cellulaire élevé (la surface est augmentée de 20 à 30 % par rapport à une cellule sphérique de même volume). Dans le cytoplasme, on note l'absence de noyau et d'organites.

Au MET, les hématies ont une forme variable, qui dépend du plan de section (figure TP5.32). L'hématie apparaît comme une cellule très déformable : la souplesse de sa membrane plasmique lui permet de passer par les capillaires les plus fins (3 à 4 µm de diamètre). Noter l'aspect dense aux électrons dû au fer de l'hémoglobine et la confirmation de l'absence totale

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

d'organites (hormis les structures du cytosquelette). L'hématie est un sac de hyaloplasme rempli d'une solution d'hémoglobine.

La durée de vie moyenne des hématies est de 120 jours chez l'humain. Les membranes des hématies âgées sont altérées ce qui s'accompagne d'une lente entrée d'eau et d'une augmentation de volume. Ces hématies âgées sont éliminées dans le foie et la rate. Cependant la formule sanguine reste stable car la production d'hématies par la moelle osseuse est continue. L'hématie est une cellule hautement différenciée particulièrement adaptée à sa principale fonction : le transport des gaz respiratoires.

Voir chapitre 16, § 16.1.2

➤ Globules blancs ou leucocytes

Ils se distinguent des hématies par la présence d'un noyau et de granulations cytoplasmiques. En fonction de l'aspect du noyau, on en distingue trois grands types, dont les caractéristiques sont résumées par le tableau TP5.2 et la figure TP5.29.

- Les **granulocytes, ou polynucléaires**, ont un noyau unique à plusieurs lobes, qui peut faire croire que la cellule est plurinucléée, et de nombreuses granulations intracytoplasmiques, qui sont soit des lysosomes, soit des granulations spécifiques. Trois catégories peuvent encore être distinguées suivant les affinités tinctoriales.
- Les **lymphocytes**, les plus petits des globules blancs, sont facilement observés sur les frottis puisqu'ils représentent 20 à 45 % des leucocytes circulants (figure TP5.28b, cahier couleur p. 14).
- Les **monocytes** sont les plus grosses cellules sanguines : leur diamètre est double de celui d'une hématie (figure TP5.28c, cahier couleur p. 14).

TABLEAU TP5.2 CARACTÉRISTIQUES DES ÉLÉMENTS FIGURÉS DU SANG.

Type cellulaire	Globule rouge = Hématie	Globule blanc = Leucocyte					Plaquette
		Leucocyte polynucléaire			Lympho-cyte	Mono-cyte	
		Neutro-phile	Éosino-phile	Baso-phile			
Diamètre (µm)	6 à 8	10 à 12	10 à 12	9 à 10	7 à 8	14 à 17	2 à 3
Noyau	Absent	5 lobes	Bilobé	Bilobé	Rond	Réni-forme	Absent
Granulations du cytoplasme		Peu spécifiques	Acido-philes	Baso-philes			
Rôle	Transport 0_2 et CO_2	Phago-cytose	Réactions immunitaires				Hémostase
Nombre/mm³ de sang	4 à 6.10^6	3 à 5.10^3	70 à 420	0 à 70	1,5 à 3.10^3	140 à 700	1,5 à 4.10^5
% leucocytes		40 à 75	1 à 6	< 1	20 à 45	2 à 10	

➤ Plaquettes

Ce sont de **petites cellules anucléées**, formées dans la moelle osseuse, par bourgeonnement du cytoplasme de cellules géantes, les **mégacaryocytes**. Sur un frottis, on les observe souvent groupées en amas.

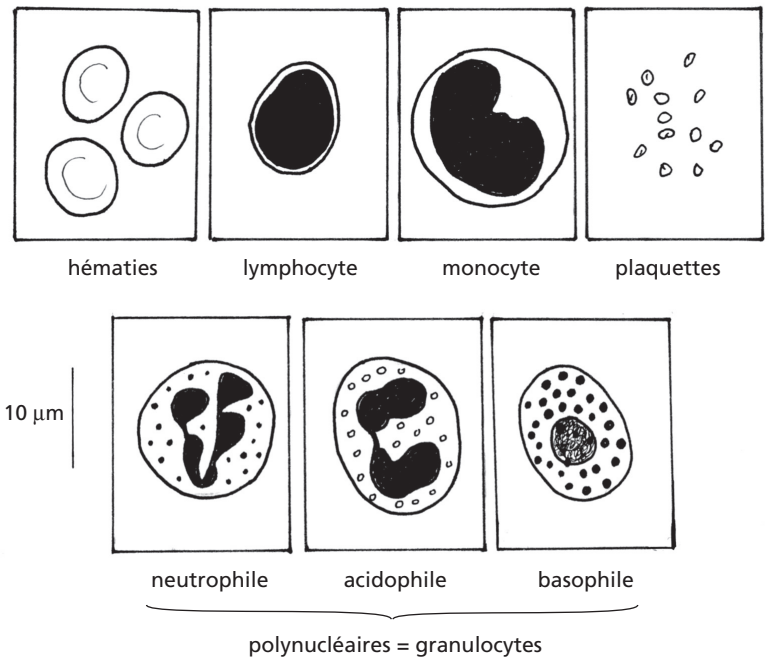


Figure TP5.29 Schéma des différents types de cellules sanguines au microscope optique.

Le sang est donc un tissu conjonctif particulier, dont la matrice extracellulaire est un liquide, le plasma.

5.2.4 Poumon

Le poumon des mammifères est de type **parenchymateux**. En coupe transversale, il se reconnaît à l'aspect très découpé (ressemblant à de la dentelle) des préparations. Trois types de structures peuvent être identifiés (figure TP5.30 Parenchyme pulmonaire, cahier couleur p. 14).

a) Voies aérophores

Ces voies de circulation de l'air sont en relation avec les bronches extrapulmonaires, elles-mêmes reliées à l'extérieur par la trachée-artère. Elles comprennent deux parties : une portion conductrice (bronches intrapulmonaires et bronchioles) et une portion respiratoire (bronchioles respiratoires conduisant aux canaux alvéolaires puis aux sacs alvéolaires).

➤ Portion respiratoire

Elle occupe la majeure partie de l'organe. Les plus petites bronchioles de la portion conductrice (bronchioles terminales) se ramifient en bronchioles respiratoires, puis en canaux alvéolaires, qui participent aux échanges gazeux et se terminent dans des espaces dilatés (les sacs alvéolaires) sur lesquels s'ouvrent plusieurs **alvéoles** (figure TP5.31 Détail de la paroi alvéolaire, cahier couleur p. 14). Cette ramification multiplie la surface d'échanges entre l'air et le sang, qui est constituée essentiellement de la paroi alvéolaire. Les alvéoles sont bordés par un épithélium unistratifié, extrêmement plat. À plus fort grossissement, le microscope optique permet d'observer des capillaires entre les épithéliums de deux alvéoles contigus. On peut aussi distinguer deux types de cellules épithéliales. Les pneumocytes de type I sont des cellules aplaties dont le noyau très coloré est rarement visible sur les préparations, car il n'occupe qu'une faible proportion du volume cellulaire. Les pneumocytes de type II sont des cellules hautes dont le noyau arrondi présente un volumineux nucléole ; ils occupent seulement 3 % de la surface alvéolaire et sécrètent le surfactant (qui abaisse la tension superficielle).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

La structure de la barrière alvéolo-capillaire peut être précisée par la microscopie électronique (figure TP5.32). Les capillaires sanguins peuvent être repérés par les hématies qu'ils contiennent. Les lames basales de l'endothélium capillaire et de l'épithélium alvéolaire sont fusionnées, ce qui contribue à amincir la barrière qui sépare l'air du sang.

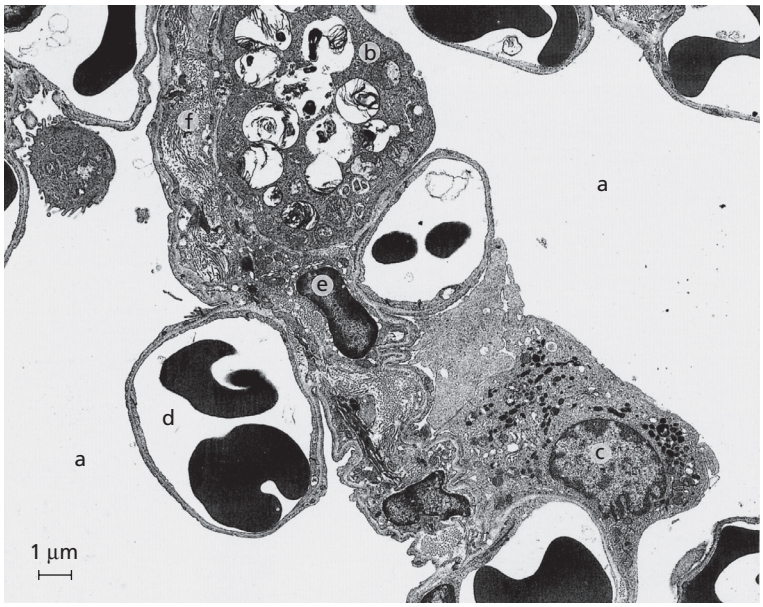


Figure TP5.32 Image de la barrière alvéolocapillaire (MET x 4 300).
(Avec l'aimable autorisation du Centre Technologique des Microstructures (CTμ), Université Claude Bernard – Lyon 1).
(a) alvéoles ; **(b)** pneumocyte II ; **(c)** macrophage ; **(d)** capillaire contenant des hématies ; **(e)** fibroblaste ; **(f)** fibres de collagène dans la matrice extracellulaire

➤ Portion conductrice

La paroi des voies aérophores de cette portion est beaucoup plus épaisse que la paroi des alvéoles. Sur la coupe de bronchiole de la figure TP5.33 (Coupe transversale d'une bronchiole, cahier couleur p. 15) on distingue plusieurs couches tissulaires (tuniques), de l'intérieur vers l'extérieur.

Muqueuse

Elle associe un **épithélium simple** formé de cellules ciliées et un **chorion,** tissu conjonctif riche en fibres élastiques. L'épithélium respiratoire contient des cellules glandulaires à mucus, d'autant plus nombreuses que la voie est plus proche de la trachée.

Musculeuse

Le degré de contraction de ses muscles lisses contrôle la résistance à la circulation de l'air dans l'arbre bronchique La couche de fibres musculaires lisses est plus épaisse dans les bronchioles que dans les bronches.

Adventice

Cette enveloppe conjonctive externe, riche en fibres élastiques, est souvent mal délimitée par rapport aux tissus avoisinants.

Les bronches se distinguent des bronchioles par la présence d'un anneau discontinu de cartilage entre les muscles lisses et l'adventice : il empêche le collapsus des voies aériennes lors de la ventilation pulmonaire.

b) Vaisseaux sanguins

Ils sont fréquemment associés aux voies aérophores, dont ils se distinguent par leur aspect : l'endothélium de l'intima est beaucoup plus plat que l'épithélium cilié des voies aérophores et ils contiennent souvent des hématies. On distinguera les veines des artères par la forme de leur section et l'aspect de leur média. La paroi des capillaires se limite à un endothélium.

c) Du tissu conjonctif

Il entoure les vaisseaux et les voies aérophores ; il se relie à leur adventice. Il est également présent dans les cloisons interalvéolaires, entre les épithéliums. Il est riche en collagène, qui confère sa résistance mécanique au poumon, et en fibres élastiques, qui permettent l'expiration passive. Il contient aussi des fibres nerveuses.

Voir TP1, photo 3, cahier couleur p. 3

Le poumon des mammifères présente donc les caractéristiques d'une surface d'échanges entre l'air et le sang (grande superficie, faible épaisseur de la barrière d'échange, présence de voies aérophores et sanguines permettant le renouvellement des fluides impliqués dans les échanges). Le TP1 permet l'étude d'un autre exemple de poumon, le poumon sacculaire des amphibiens.

5.3 HISTOLOGIE DES ORGANES IMPLIQUÉS DANS LES FONCTIONS DE REPRODUCTION LES GONADES

Les gonades sont les organes où se constituent les cellules reproductrices ou gamètes. Chez les mammifères, animaux gonochoriques, les sexes sont séparés. Les gonades mâles sont les testicules, les gonades femelles sont les ovaires.

5.3.1 Testicule

Le testicule est entouré d'une enveloppe conjonctive, **l'albuginée**. L'intérieur est divisé en lobules, contenant chacun quelques tubes séminifères très contournés. Chaque testicule est coiffé par **l'épididyme** (lieu de stockage des spermatozoïdes produits par le testicule). L'épididyme est relié d'un côté aux tubes séminifères par le *rete testis*, et de l'autre au spermiducte (ou canal déférent).

a) Double nature du testicule

Une coupe de testicule (figure TP5.34 Coupe transversale de testicule, cahier couleur p. 15) montre des tubes séminifères sous différentes sections. Ces tubes sont des organes creux, dont la paroi est constituée par des cellules jointives, formant plusieurs couches entourées d'une lame basale : il s'agit d'un **épithélium pluristratifié**. La lumière de certains tubes laisse voir des flagelles dirigés vers le centre ; il s'agit de flagelles des spermatozoïdes formés dans le tube séminifère. Le testicule est le **siège de la spermatogenèse**.

Entre les tubes séminifères, se trouve un tissu conjonctif (figure TP5.35 Tubes séminifères et tissu interstitiel, cahier couleur p. 15), dont les cellules sont séparées par une abondante matrice extracellulaire. Ces cellules, appelées **cellules interstitielles** ou cellules de Leydig, sont groupées autour de vaisseaux sanguins ; elles sécrètent les hormones stéroïdes androgènes, dont la testostérone. Le testicule est une **glande endocrine**.

b) Épithélium séminifère et étapes de la spermatogenèse

Une observation à fort grossissement de l'épithélium séminifère (figure TP5.36 Détail de l'épithélium séminifère, cahier couleur p. 15) permet de distinguer différents types de noyaux. Comme souvent en histologie animale, les membranes des cellules sont difficilement visibles. Dans la paroi d'un tube séminifère, il est possible d'observer les différents stades de la spermatogenèse dont les mécanismes sont étudiés au § 7.1.1b.

En périphérie du tube, on observe les noyaux des **spermatogonies**. Il est difficile de distinguer les deux types de spermatogonies A et B. Les spermatogonies B subissent un léger accroissement et deviennent alors des **spermatocytes I** qui entrent en méiose. Comme la première divi-

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

sion de méiose est beaucoup plus longue que la seconde (23 jours contre 1 jour dans l'espèce humaine), on voit rarement des spermatocytes II sur les préparations microscopiques. Les **spermatides** issues de la méiose se reconnaissent à leur position proche de la lumière et à leur noyau condensé, petit et très coloré. Les spermatides se différencient ensuite en **spermatozoïdes** qui sont des cellules flagellées.

Voir chapitre 7, figure 7.3 « Rapport entre les cellules de Sertoli et les spermatocytes »

En périphérie d'un tube séminifère, on peut repérer des **cellules de Sertoli**, à leur noyau triangulaire (figure TP5.36, cahier couleur p. 15). Le microscope électronique montre que leur cytoplasme, très ramifié, entoure les cellules en spermatogenèse.

5.3.2 Ovaire

Une vue d'ensemble d'une coupe d'ovaire (figure TP5.37 Vue d'ensemble d'une coupe transversale d'un ovaire, cahier couleur p. 16) montre qu'il est lui aussi entouré d'une **albuginée**. L'intérieur de l'ovaire constitue le **stroma** ovarien. On y distingue une zone corticale riche en structures arrondies, les **follicules**, contenant les futurs gamètes femelles et une zone médullaire riche en vaisseaux sanguins.

a) Étapes de la folliculogenèse

Voir « folliculogenèse », chapitre 7, § 7.1.3b

L'ovaire d'un mammifère adulte ne permet pas de suivre les étapes de l'ovogenèse puisque celle-ci commence dans l'ovaire fœtal et s'achève après la fécondation. Dans l'ovaire adulte, on ne peut observer que le stade ovocyte I, bloqué en prophase I et le stade, fugace, de la métaphase II. L'étude histologique de l'ovaire permet de suivre les étapes de l'évolution des follicules ou folliculogenèse (figure TP5.38 Les étapes de la folliculogenèse, cahier couleur p. 16 et 17). La taille d'un follicule s'accroît au cours de son évolution. Les principales caractéristiques permettant d'identifier les différentes étapes sont résumées dans le tableau TP5.3. Dans le follicule mûr (follicule de De Graaf), l'ovocyte I achève sa première division méiotique et devient un ovocyte II quelques heures avant l'ovulation.

Tableau TP5.3 Caractéristiques des différentes étapes de la folliculogenèse.
Les dimensions sont celles constatées dans l'ovaire de lapine.

Stade	Diamètre du follicule	Diamètre de l'ovocyte	Caractéristiques
Follicule primordial	30 µm	25 µm	– Quelques **cellules folliculaires** aplaties, entourées par une basale.
Follicule primaire	90 µm	50 µm	– Sécrétion de la **zone pellucide** – Cellules folliculaires cubiques formant un épithélium unistratifié.
Follicule secondaire	200 µm	100 µm	– Multiplication des cellules folliculaires formant la **couche granuleuse** (ou *granulosa*), épithélium pluristratifié. – Constitution des **thèques** à l'extérieur de la lame basale.
Follicule tertiaire	0,3 à 1 mm	120 µm	– Multiplication des cellules folliculaires. – Formation d'une cavité, l'***antrum***. – L'ovocyte entouré des cellules de la **couronne radiée** (ou *corona radiata*) fait saillie dans l'*antrum*, constituant le ***cumulus oophorus***
Follicule de De Graaf	1,5 à 2 mm	120 µm	– Multiplication des cellules folliculaires. – Augmentation du volume de l'*antrum*

b) Deux phases du cycle ovarien

Les stades précédemment décrits caractérisent la partie du cycle ovarien qui précède l'ovulation : la **phase folliculaire** au cours de laquelle la thèque interne glandulaire et les cellules folliculaires sécrètent les œstrogènes (stéroïdes). Après l'ovulation, le follicule qui s'est rompu en libérant l'ovocyte devient un corps jaune (figure TP5.39 Coupe d'ovaire en phase lutéale, cahier couleur p. 17), qui sécrète la progestérone, hormone de la seconde partie du cycle, ou **phase lutéale**.
L'ovaire, comme le testicule, a donc une **double fonction** : c'est à la fois le cadre anatomique de la gamétogenèse et une glande endocrine qui sécrète des stéroïdes sexuels.

5.4 BILAN : CLASSIFICATION FONCTIONNELLE DES TISSUS DES MAMMIFÈRES

Voir *Biologie 1re année*, TP13, § 13.2

L'étude histologique des organes qui vient d'être faite montre que la diversité des tissus des mammifères est bien plus grande que celle des angiospermes. Quatre grands types de tissus ont été rencontrés dans les coupes histologiques du programme.

5.4.1 Tissus musculaires

Ils sont formés de cellules allongées qui renferment des filaments responsables de leur contractilité et qui sont toujours intimement associées à du tissu conjonctif. Trois types de tissus musculaires ont été distingués :

- tissu musculaire lisse dans les tuniques musculaires de l'intestin (§ 5.2.2a), des bronches et bronchioles (§5.2.4a), dans la média des vaisseaux sanguins (§ 5.2.3b) ;
- tissu musculaire strié squelettique, dans les muscles du même nom (§ 5.1.2) ;
- tissu musculaire strié cardiaque, dans le myocarde (§ 5.2.3a).

5.4.2 Tissu nerveux

Ses cellules sont groupées en amas et leurs prolongements, parfois très longs, en faisceaux bien individualisés. On y distingue deux types de cellules (§ 5.1.3) : les **neurones**, conducteurs du message nerveux, et les cellules de la **névroglie** (cellules gliales des centres nerveux et cellules de Schwann des fibres myélinisées).

5.4.3 Épithéliums

a) Identification

Les épithéliums (sens large) forment des **couches continues de cellules jointives**. Ce sont des feuillets couvrant ou limitant des surfaces, ou bien des invaginations (glandes). D'une façon plus stricte, on distingue les **épithéliums**, qui bordent la surface du corps ou des cavités ouvertes sur le milieu extérieur (appareil digestif, appareil respiratoire…), des **endothéliums**, qui bordent des cavités non ouvertes sur le milieu extérieur (système circulatoire, cœlome). Un épithélium peut être orienté en distinguant le **pôle apical** (vers la lumière, ou le milieu extérieur) du **pôle basal** (vers la lame basale).

b) Critères descriptifs

Dans les différents organes étudiés, les principaux critères descriptifs des épithéliums ont été utilisés. Sur la base du nombre de couches cellulaires, on distingue les **épithéliums simples** à une seule assise de cellules (épithélium intestinal) des **épithéliums stratifiés** à plusieurs assises de cellules (épiderme de la peau). La hauteur des cellules différencie les **épithéliums pavimenteux** à cellules aplaties (épiderme de la peau) des **épithéliums prismatiques** à cellules plus ou moins hautes (épithélium intestinal).
Chaque fois que cela est possible, on précisera en outre les spécialisations cellulaires : cellules ciliées (épithélium des bronches), sécrétrices (cellules caliciformes de l'épithélium des bronches ou de l'intestin), à plateau strié (épithélium intestinal), kératinisées (épiderme de la peau).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

c) Diversité fonctionnelle des épithéliums

L'importance des fonctions sécrétrices des épithéliums conduit à distinguer les **épithéliums de revêtement** (non sécréteurs) des **épithéliums glandulaires** (sécréteurs). Les épithéliums de revêtement peuvent aussi comprendre des cellules sécrétrices non regroupées en glande (ex : cellules caliciformes de l'épithélium bronchial ou intestinal). Les épithéliums glandulaires sont classés en fonction de la forme des glandes (tableau TP5.4).
Les cellules sécrétrices (isolées ou groupées en glandes pluricellulaires) sont qualifiées de **muqueuses**, lorsque (comme les cellules caliciformes) leur contenu est clair et difficile à colorer ou de **séreuses**, lorsque leur contenu est granuleux, facilement colorable.

Tableau TP5.4 Diversité fonctionnelle des épithéliums.

	Épithéliums de revêtement				Épithéliums glandulaires		
Sécrétion	Absente ou limitée à des cellules dispersées				Due à des cellules regroupées en glandes.		
Critères distinctifs	Épithélium simple			Épithélium stratifié	Glande endocrine	Glande exocrine	
	Cellules ciliées	Bordure en brosse	Cellules amincies	Cellules kératinisées		Glande en acinus	Glande en tube
Exemples	Épithélium des bronches, bronchioles § TP5.2.4a	Épithélium intestinal § TP5.2.2a	Endothélium vasculaire § TP5.2.3b Épithélium alvéolaire §TP5.2.4a	Épiderme de la peau § TP5.1.1a	Îlots de Langerhans § TP5.2.2b	Glandes sébacées § TP5.1.1b Pancréas exocrine § TP5.2.2b	Glandes sudoripares § TP5.1.1b

5.4.4 Tissus conjonctifs

a) Identification

Les tissus conjonctifs sont constitués de cellules non jointives (fibroblastes, fibres musculaires lisses, macrophages…) dans une matrice extracellulaire abondante formée de fibres protéiques (collagène, élastine) synthétisées par les fibroblastes et d'une substance fondamentale, non fibreuse et rarement visible sur les coupes. Ils constituent le support structural des autres tissus.
On donne le nom de **chorion** au conjonctif étroitement associé à l'épithélium de revêtement du tube digestif et des voies aérophores supérieures ; l'ensemble du chorion et de l'épithélium forme une **muqueuse**.

b) Diversité fonctionnelle des conjonctifs

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 3, § 3.5.1

Les propriétés mécaniques des tissus conjonctifs sont souvent liées à la nature protéique des fibres de leur matrice : résistance associée au collagène (**derme** de la peau), élasticité associée à l'élastine (**média** des artères élastiques et des veines).
D'autres propriétés sont dues aux cellules des conjonctifs. La contractilité est due aux cellules musculaires lisses (**média** des artérioles). Les cellules du **sang** interviennent dans le transport des gaz respiratoires et la défense de l'organisme. Les cellules adipeuses (**hypoderme**) jouent un rôle métabolique en stockant les réserves lipidiques.
Les fonctions des tissus conjonctifs dépassent donc largement le cadre du soutien des organes ; leurs fonctions métaboliques et leur participation à la défense de l'organisme contre les agents pathogènes sont essentielles.

QUELQUES CLÉS POUR DÉTERMINER LES COUPES D'HISTOLOGIE DES MAMMIFÈRES (PROGRAMME BCPST)

Tissus = association de cellules dotées d'une structure et d'une fonction commune

• *Tissu conjonctif sous forme de frottis*

Cellules arrondies, anucléées pour la plupart — **SANG**

• *Tissu formé de cellules allongées nucléées*

Fibres non striées de petite taille, généralement mononucléées, regroupées en faisceaux anastomosés — **MUSCLE LISSE**

Fibres striées, noyau central, extrémités bifurquées, stries scalariformes — **MYOCARDE**

Fibres striées de grande taille, regroupées en faisceaux parallèles, plusieurs noyaux périphériques — **MUSCLE SQUELETTIQUE**

• *Tissu formé de neurones*

Faisceau de cordons massifs, d'aspect hétérogène, dépourvus de noyaux à l'exception des cellules de Schwann — **NERF**

Association de substance blanche (aspect comparable à celui des nerfs) et de substance grise (corps cellulaires étoilés), section caractéristique en H — **MOELLE ÉPINIÈRE**

Organes = association de plusieurs tissus

• *Organes tubulaires ou aplatis*

Épithélium pluristratifié et desquamant associé à un conjonctif vascularisé — **PEAU**

Présence d'un endothélium aplati unistratifié, avec souvent des hématies dans la lumière — **VAISSEAU SANGUIN**

– Une seule tunique, l'endothélium — **CAPILLAIRE**

– Trois tuniques (endothélium et conjonctifs)

Lumière béante — **ARTÈRE**

Lumière peu festonnée, gros calibre — **ARTÈRE ÉLASTIQUE**

Lumière très festonnée — **ARTÈRE MUSCULAIRE**

Lumière très festonnée, petit calibre, tuniques nettes — **ARTÉRIOLE**

Lumière aplatie, tuniques mal individualisées — **VEINE**

Épithélium prismatique simple à plateau strié étroitement associé à un conjonctif en une muqueuse — **INTESTIN GRÊLE**

– Cryptes de Lieberkühn et glandes de Brünner — **DUODÉNUM**

– Cryptes de Lieberkühn seulement — **JÉJUNUM, ILÉON**

• *Organes massifs*

Aspect d'une dentelle très découpée ; alvéoles délimités par un épithélium simple aplati — **POUMON**

Acinus à petite lumière délimitée par un épithélium simple ; présence d'îlots de Langerhans — **PANCRÉAS**

Tubes ciliés coupés transversalement et délimités par un épithélium pluristratifié ; étapes de divisions cellulaires visibles dans la paroi — **TESTICULE**

Follicules pluricellulaires entourant chacun un ovocyte de 100 µm de diamètre avec un noyau bien visible — **OVAIRE**

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

MOTS-CLÉS

Intestin grêle : cellule caliciforme, chorion, entérocyte, épithélium simple, glande de Lieberkühn, glande de Brünner, microvillosité, muqueuse, musculaire de la muqueuse, musculeuse, séreuse, sous-muqueuse, tunique, valvule, villosité.

Moelle épinière : canal de l'épendyme, corne, corps cellulaire, méninge, substance grise, sillon, substance blanche, nerf rachidien.

Muscle lisse : fibre musculaire mononucléée, cytoplasme lisse.

Muscle strié squelettique : endomysium, épimysium, fibre musculaire plurinucléée, myofibrille, myofilament, périmysium, sarcolemme, sarcomère, sarcoplasme.

Muscle strié cardiaque : extrémités bifurquées, fibre musculaire mononucléée, jonction scalariforme.

Nerf : axone, endonèvre, épinèvre, fibre nerveuse, gaine de myéline, nœud de Ranvier, périnèvre, synapse.

Ovaire : albuginée, antrum, corps jaune, cortex, cumulus oophorus, folliculogenèse, granulosa, ovocyte, stroma, thèques.

Pancréas : acinus, îlots de Langerhans.

Peau : corpuscule de Pacini, couche cornée, derme, épiderme, épithélium stratifié, glande sébacée, glande sudoripare, hypoderme, poil.

Poumon : alvéole, bronche, bronchiole, épithélium simple, parenchyme, pneumocyte.

Vaisseaux sanguins : adventice, artère, artériole, capillaire, endothélium, fibre élastique, fibre lisse, média, veine, tunique.

Testicule : albuginée, cellule de Sertoli, spermatogenèse, tissu interstitiel, tube séminifère.

Les algues pluricellulaires

TP 6

Plan

6.1 Une algue verte : l'Ulve
6.2 Une algue brune : le Fucus vésiculeux
6.3 Une algue rouge : Polysiphonia

Objectifs

- Observer la diversité morphologique des thalles.
- Étudier le degré de différenciation des cellules.
- Analyser les structures reproductrices du Fucus.

Introduction

Le mot algue désigne des **eucaryotes essentiellement aquatiques et photosynthétiques** qui **ne font pas partie des embryophytes**. C'est un terme du langage courant (à ne pas utiliser en systématique, voir chapitre 1) qui désigne les seuls producteurs du milieu marin (hormis quelques Angiospermes littorales de type zostères et les bactéries photosynthétisantes planctoniques). Le **phytoplancton**, souvent constitué d'organismes unicellulaires, est confiné à la zone euphotique (= éclairée) dans laquelle il effectue des migrations verticales nycthémérales (ce mot désigne la succession jour – nuit). Dans les zones d'« up-welling » ou de pollution organique, il devient très abondant. Le **phytobenthos** représente les algues vivant fixées au substrat donc essentiellement littorales pour les algues marines. On y trouve des algues pluricellulaires dont nous allons étudier trois exemples choisis en milieu marin. Les observations réalisées permettront de présenter des appareils végétatifs qui ne sont pas des cormus comme chez les embryophytes et que l'on qualifie de thalle. Elles permettront aussi de décrire des structures reproductrices différentes des plantes terrestres.

6.1 UNE ALGUE VERTE : L'ULVE

L'Ulve est une algue verte marine fixée sur les rochers, les galets ou même sur des coquillages comme l'huître, dans la zone de balancement des marées. Son biotope est donc soumis à des variations thermiques et à des variations de salinité importantes. Elles supportent même les eaux polluées des égouts ou les eaux saumâtres estuariennes.

6.1.1 Un thalle foliacé

a) L'appareil végétatif est un thalle

L'appareil végétatif est une lame verte, mince, gaufrée sur les bords, pouvant atteindre 30 à 40 cm de large. Plus étroite à la base, elle est fixée au substratum par de nombreux filaments élargis à leur extrémité, formant des crampons qui, en s'agglomérant, constituent un disque de fixation. On ne distingue ni racine, ni tige feuillée : on parle de **thalle** (figure TP6.1). Celui-ci est en « feuille de salade » d'où le terme de foliacé qu'on lui attribue et le nom scientifique de *Ulva lactuca*. On trouve le terme de thallophyte pour désigner les organismes qui n'ont pas de tige feuillée comme les algues, les champignons et les lichens : c'est un ensemble polyphylétique à ne pas utiliser en systématique.

b) Une faible épaisseur

En réalisant une coupe transversale ou en montant un morceau de thalle (dans de l'eau salée) et en faisant varier la mise au point du microscope, on observe que le thalle est formé de deux couches de cellules polygonales, semblables entre elles. Les deux assises sont recouvertes extérieurement par une couche mucilagineuse. La paroi du thalle de l'Ulve et des algues en général comporte en effet une phase amorphe importante (la matrice) alors que la phase cristalline (fibrilles de cellulose) est réduite. Cette **matrice pariétale** est riche en macromolécules glucidiques sulfatées comme les alginates ou l'agar. La phase amorphe donne de la souplesse au thalle ce qui lui permet de suivre les mouvements de l'eau sans déchirure.

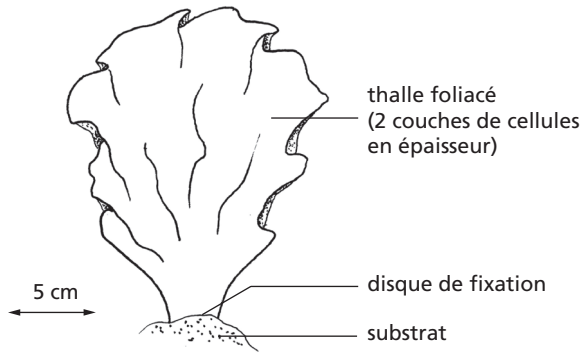


Figure TP6.1
Le thalle de l'Ulve.

6.1.2 Cellules et différenciation cellulaire

a) Absence de différenciation cellulaire

En utilisant le montage précédent, on observe les cellules (figure TP6.2). Le noyau est recouvert par un **chloroplaste unique** contenant un ou deux **pyrénoïdes** (les pyrénoïdes sont des différenciations des chloroplastes : ils apparaissent comme des sphères plus claires et correspondent à des renflements entre les thylakoïdes, entourés de grains d'amidon). À la chlorophylle, sont associés carotènes et xanthophylles. Toutes les cellules sont identiques, il n'y a donc pas de différenciation cellulaire. Deux exceptions à noter : les cellules basales à l'origine de rhizoïdes qui permettent la fixation du thalle au substrat et les cellules à l'origine des « cystes » (voir le paragraphe suivant).
Par contre on observe aussi que certaines cellules viennent de se diviser (cellules plus petites, par deux). Ces cellules filles s'observent partout sur le thalle : il n'y a pas de zone de croissance précise pour le thalle. La croissance est dite diffuse.

b) Notion de cyste

Ils existent deux thalles morphologiquement identiques qui se succèdent dans le cycle de reproduction de l'Ulve : l'un haploïde, l'autre diploïde. Dans certaines cellules marginales, le contenu se divise et donne ainsi soit des gamètes (cellules biflagellées) à partir du thalle haploïde, soit des méiospores (cellules tétraflagellées, voir figure TP6.2b) à partir du thalle

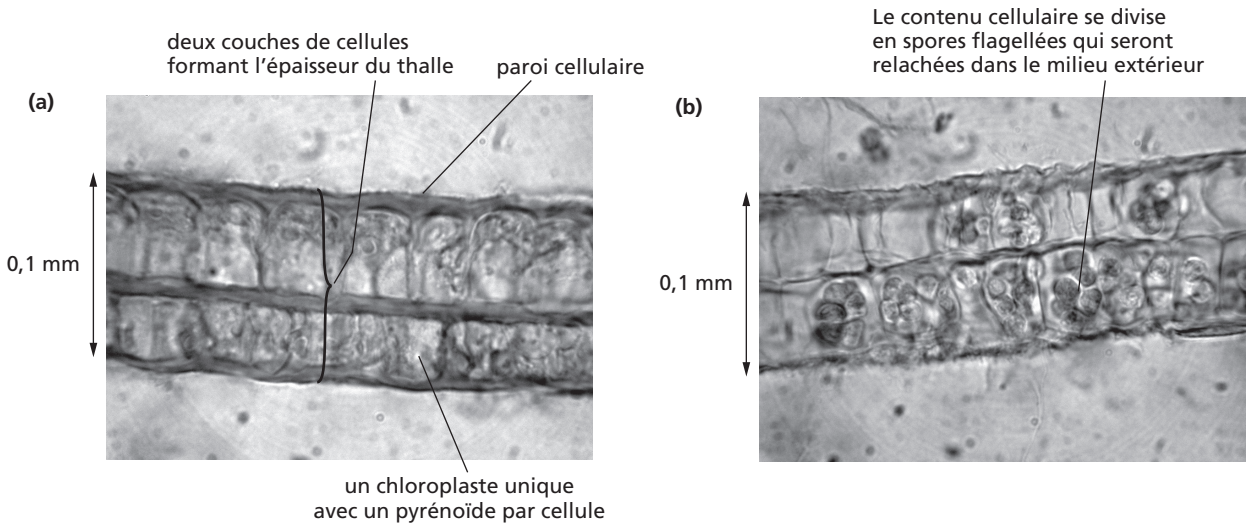


Figure TP6.2 Coupe transversale du thalle de l'Ulve.
(a) cellules végétatives ; **(b)** cellules reproductrices : sporocystes, grossissement x 400.

Voir chapitre 5, figure 5.7a

Voir TP8 et TP11

diploïde. Ces nouvelles cellules sont libérées par perforation de la cellule-mère. Ce sont des cellules intervenant dans le cycle de reproduction de l'Ulve. Ces dernières sont qualifiées de cystes (gamétocyste ou sporocyste selon le cas) : ce terme désigne les cellules dont le contenu va se diviser en cellules ce que l'on doit distinguer des gamétanges ou sporanges des embryophytes qui eux sont des organes car leur paroi est formée de cellules.
L'Ulve synthétise la chlorophylle a et b ; l'amidon, sa réserve, est intraplastidial. Les cellules flagellées possèdent des flagelles égaux. Ce sont des critères de **chlorobionte**, taxon de la **lignée verte**, incluant aussi les embryophytes ; plus précisément, c'est une **ulvophyte**.

6.2 UNE ALGUE BRUNE : LE FUCUS VÉSICULEUX

Algue brune marine, fixée dans la zone de balancement des marées, elle fait partie de ce que l'on appelle le goémon que l'on trouve sur les plages, lorsque la houle l'a arrachée des rochers (voir photos, cahier couleur p. 18).

6.2.1 Thalle et différenciation cellulaire

a) Thalle rubané (photo 1, cahier couleur p. 18)

Le Thalle est divisé en **lanières** rubanées de quelques dizaines de centimètres, fixé au substrat par des crampons. La ramification est de type dichotomique (figure TP6.3). Les lanières présentent un épaississement axial de part et d'autre duquel se trouvent des vésicules remplies de gaz, les **aérocystes**. Le thalle est parsemé de petites touffes de poils incolores prenant naissance au fond de cryptes pilifères. Certaines extrémités sont renflées : leur aspect est grenu, leur contenu gélatineux : ce sont les **réceptacles** où sont localisées les parties reproductrices.

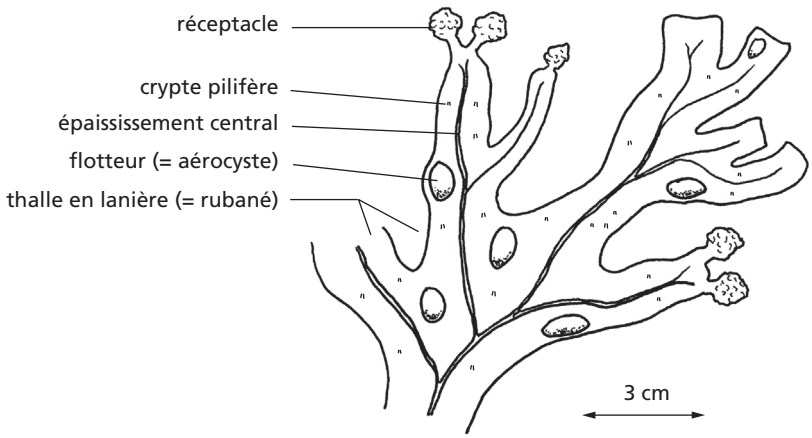


Figure TP6.3 Le thalle du Fucus.

b) Différenciation cellulaire

Après avoir réalisé une coupe transversale du thalle, l'observation au microscope optique montre deux zones (figure TP6.4) :

- La **zone corticale** : elle est formée de cellules isodiamétriques, à parois épaisses, contenant de nombreux petits chloroplastes où la chlorophylle est associée à des xanthophylles dont la **fucoxanthine** de couleur brune. Ce n'est jamais l'amidon qui est synthétisé, mais des polyholosides plus simples (dont la **laminarine**), solubles dans l'eau, et des polyalcools dont le **mannitol** (à six carbones). Les chloroplastes sont entourés de quatre membranes témoignant d'une double endosymbiose (encart TP6.1).
- La **zone médullaire** : les cellules sont séparées les unes des autres par les produits de gélification des lamelles moyennes ; elles sont allongées parallèlement à l'axe du thalle et ne contiennent que quelques rares chloroplastes.

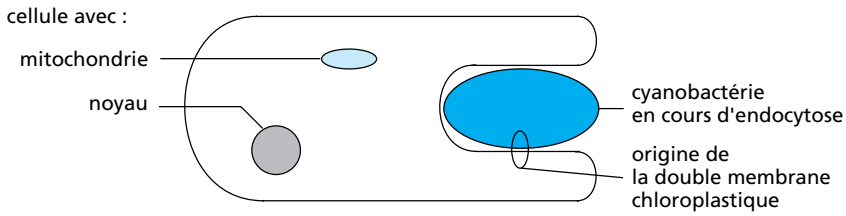
© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

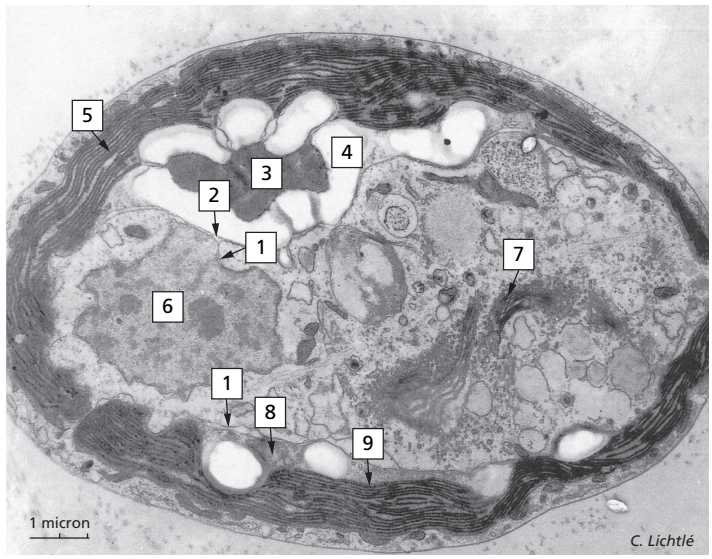
La croissance est assurée par une cellule initiale apicale qui se trouve dans une invagination, au sommet de chaque ramification : la croissance est donc apicale et assurée par une zone dont l'organisation est proche de celle d'un méristème.

ENCART TP6.1

Chloroplastes et endosymbiose

L'ultrastructure de chloroplastes d'algues vertes comme l'Ulve et d'algues rouges comme Polysiphonia met en évidence la double membrane formant l'enveloppe chloroplastique. L'enveloppe chloroplastique est même formée de quatre membranes chez les algues brunes. Pour expliquer ces observations, on a fait l'hypothèse que le chloroplaste dérive de l'endocytose d'une cyanobactérie : la membrane externe serait la membrane d'endocytose et la membrane interne le plasmalemme de la cyanobactérie. La cyanobactérie et la cellule établissent une relation symbiotique qui se transmet à travers les divisions cellulaires. On emploie le terme d'endosymbiose pour désigner cette relation.
Le cas des algues brunes, avec leurs quatre membranes, s'explique en admettant que la cellule a « endocyté » non pas une cyanobactérie mais une cellule entière de type algue rouge d'où de l'extérieur vers l'intérieur : la membrane d'endocytose, la membrane plasmique de l'algue rouge et les deux membranes du chloroplaste. Chez certaines algues, on retrouve même un reste de noyau (appelé nucléomorphe) de la cellule endocytée entre les deux membranes externes et les deux internes. On parle, dans ce cas, d'une double endosymbiose. Les phylogénies moléculaires confirment ces hypothèses endosymbiotiques.





Électronographie d'une cryptophycée

Les cryptophycées sont des algues unicelllulaires proches des algues brunes. Leur chloroplaste est à quatre membranes (les deux internes ne se voient pas aisément sur ce document. Un reste de noyau se voit entre les deux membranes externes et les deux internes.
1. membrane nucléaire et externe du chloroplaste ; 2. deuxième membrane du chloroblaste ; 3. pyrénoïde ; 4. amidon ; 5. thylakoïde ; 6. noyau ; 7. dictyosome ; 8. nucléomorphe ; 9. les deux membranes internes du chloroplaste

6.2.2 Reproduction sexuée du Fucus

a) Du réceptacle au conceptacle

Quand on coupe transversalement un réceptacle, on constate au microscope optique qu'il est creusé de sphères, les **conceptacles**, qui lui donne un aspect granuleux. Ces cavités s'ouvrent par un ostiole (figure TP6.4 et photo 2, cahier couleur p. 18). À maturité sexuelle, on peut distinguer deux sortes de pieds de Fucus vésiculeux : les uns laissent échapper par leurs ostioles une gelée d'un orange vif, ce sont des pieds mâles ; les autres une gelée brun vert, ce sont des pieds femelles. Comme chez les angiospermes, on qualifie les Fucus vésiculeux de dioïques. Il existe aussi des pieds de Fucus hermaphrodite (photo 3 cahier couleur p. 18).

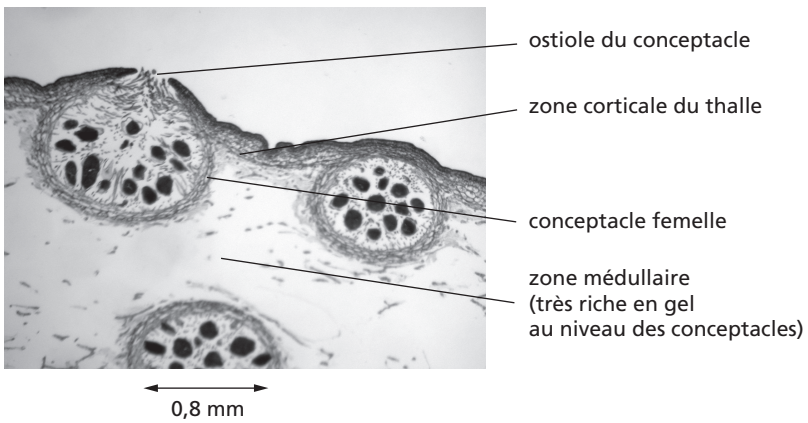


Figure TP6.4 Coupe transversale de réceptacle de Fucus (thalle femelle), (x 40).

b) Du conceptacle aux gamètes mâles (photos 5 et 6, cahier couleur p. 18)

Le conceptacle mâle (figure TP6.5) est une cavité tapissée de poils ramifiés dont certaines cellules terminales ou latérales ont un contenu granuleux, très chromatique : à l'intérieur de la paroi limitante, on distingue de très petites cellules (64), à gros noyaux. Ce sont les cellules spermatogènes.

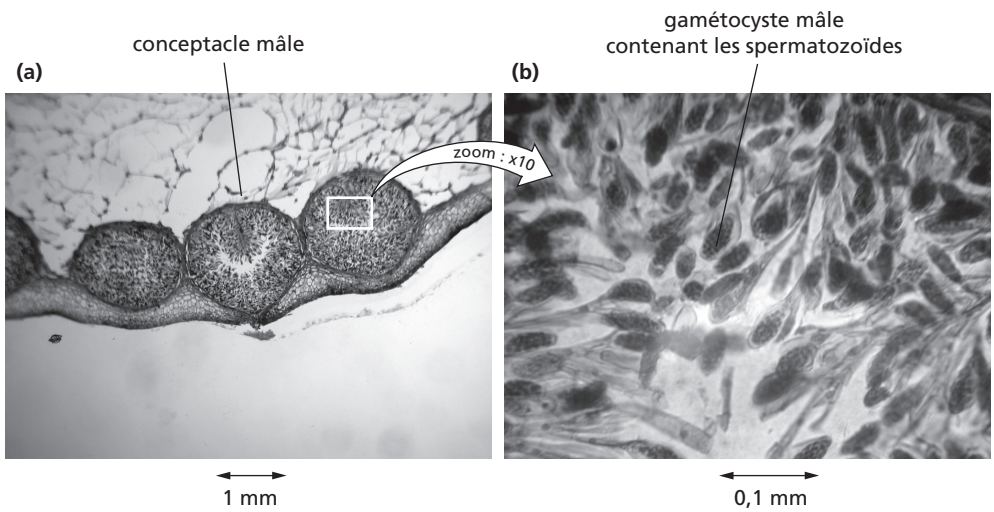


Figure TP6.5 Le conceptacle mâle, **(a)** x 40 et **(b)** x 400.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Le contenu d'une cellule terminale ou latérale d'un poil a subi une **méiose**, puis quatre mitoses équationnelles successives donnant naissance à 64 cellules spermatogènes. Comme on l'a vu chez l'Ulve, une telle cellule dont le contenu se divise en cellules est qualifiée de cyste. Il s'agit donc d'un **gamétocyste mâle**.

À maturité, les gamétocystes se détachent de leur support, sortant par l'ostiole, et éclatent dans l'eau, formant une gelée orange vif. Les cellules spermatogènes se sont différenciées en spermatozoïdes.

c) Du conceptacle au gamète femelle (photos 2 et 4, cahier couleur p. 18)

Le conceptacle femelle (figure TP6.6) est une cavité tapissée de poils stériles, non ramifiés (= paraphyses), entre lesquels sont fixés par une cellule basale des sacs ovoïdes bruns, les **oogones**. Le contenu d'un oogone est divisé en huit cellules polyédriques (jamais visible simultanément car certaines sont superposées).

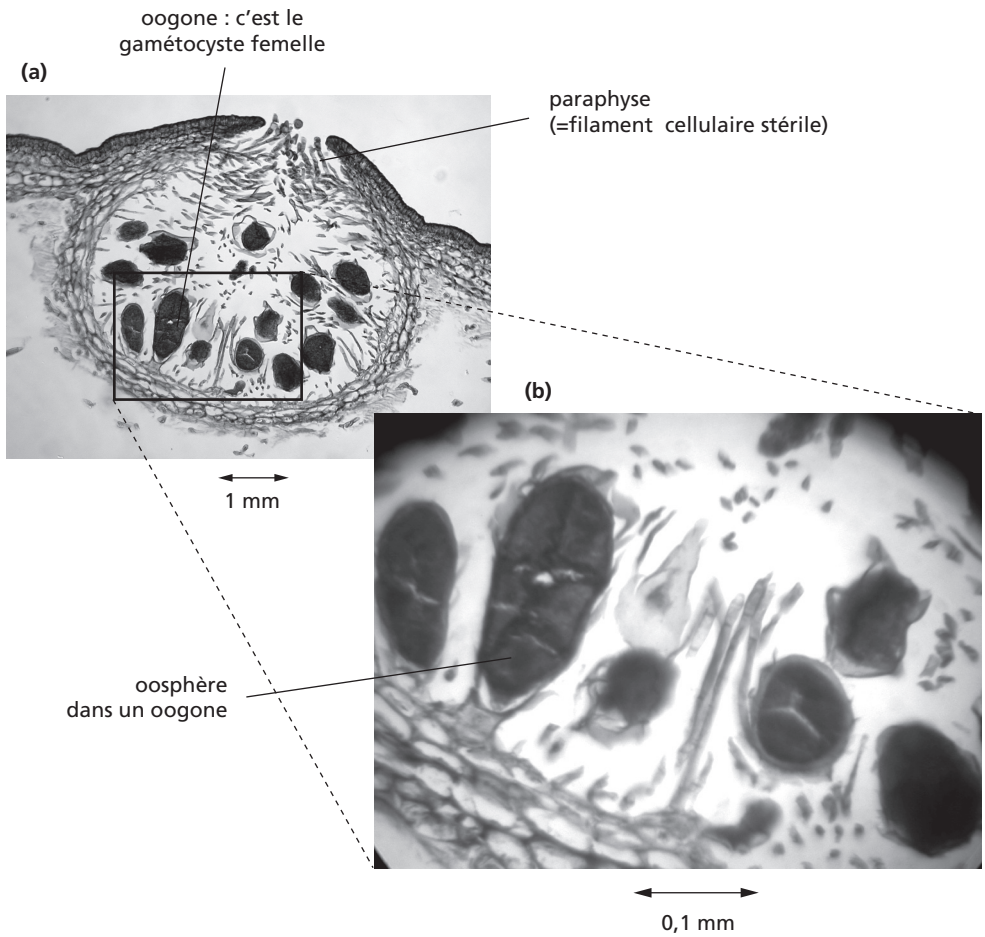


Figure TP6.6 Le conceptacle femelle, **(a)** x 100 et **(b)** x 400.

L'oogone est une cellule dont le contenu subit une **méiose** puis chaque cellule haploïde subit une mitose : on obtient donc huit cellules qui vont se différencier en **oosphères** ou gamètes femelles. L'oogone est donc un **gamétocyste femelle**.

d) Fécondation

Les oosphères s'accroissent considérablement, différencient de nombreux plastes bruns ; leur cytoplasme est riche en goutelettes lipidiques et autres substances de réserves. Elles n'ont pas de paroi pecto-cellulosique, ce sont donc des protoplastes. La paroi de l'oogone se différencie en deux parties : l'une externe qui se déchire à maturité et reste attachée à la cellule basale, l'autre interne qui entoure les oosphères lors de leur émission par l'ostiole. La libération des oosphères a lieu à marée basse : la paroi interne de l'oogone se gélifie et les oosphères qui deviennent sphériques (100 microns) constituent une gelée brun-vert. Elles flottent dans l'eau et n'ont aucun organite locomoteur (encart TP6.2).

ENCART TP6.2

L'observation de la fécondation

C'est au XIXe siècle que l'on a compris d'où venait la génération suivante : de la formation d'un zygote par fusion des deux gamètes. Ce qui semble évident aujourd'hui, ne s'est imposé que par l'observation au microscope de la fécondation. L'algologue français Gustave Thuret a été le premier à observer la fécondation en 1854. Il avait constaté que sans le « contact » des gamètes mâles, les oosphères mouraient sans se développer. Il avait observé que de nombreux gamètes mâles étaient attirés par une oosphère (chimiotactisme) et que la nuée de spermatozoïdes imprimait à l'oosphère un mouvement de rotation (« danse des gamètes »). Il n'avait pu observer la pénétration du spermatozoïde, mais la considérait comme très probable.

Il y a fécondation aquatique, les petits gamètes mâles motiles s'agglutinent autour de l'oosphère : ce type de fécondation est qualifié de zoïdogamie oogame (chapitre 5, encart 5.2).

Voir chapitre 5, figure 5.7c

Le cycle de reproduction du Fucus est donc un **cycle monogénétique diplophasique**. Il se rapproche de celui de la grande majorité des animaux.

Le Fucus est rangé dans les **phéophycées,** en grec *-phycée* signifie algue, qui sont elles-mêmes des **hétérochontes ou straménopiles**. En effet, ses gamètes mâles portent des flagelles dissemblables. Le flagelle antérieur est couvert de poils tubulaires tripartites (= mastigonème) et le postérieur est lisse. De plus, ses chloroplastes à quatre membranes témoignent de l'endosymbiose d'une algue rouge.

6.3 UNE ALGUE ROUGE : POLYSIPHONIA

Les algues rouges dites **rhodobiontes** sont toutes marines. Leur coloration est due à des pigments chloroplastiques, en plus des chlorophylles, de type phycobilines, comme chez les Cyanobactéries. Leurs réserves se présentent sous forme d'un amidon extrachloroplastique. C'est le « groupe frère » des chlorobiontes : ensemble, ils forment la **lignée verte**.

Le **thalle** de Polysiphonia grand de quelques décimètres est abondamment ramifié, avec un axe central et des pleuridies : ce sont des ramifications latérales à croissance limitée. Ce type de thalle est qualifié de **cladomien**. La croissance, dominée par l'axe principal, donne au thalle un aspect d'arbre de noël. La partie apicale des pleuridies porte des poils pluricellulaires, ramifiés ou non, précocement caducs : les trichoblastes (figure TP6.7). Les cellules du thalle sont de forme allongée, elles sont groupées en verticilles et les parois cellulaires gélifiées et transparentes sont responsables de leur aspect caractéristique. Chez les algues rouges, le mot siphon a été utilisé, à tort, pour désigner des files de cellules multinuclées d'où le nom, Polysiphonia, donné à cette algue.

Les algues ne constituent pas une entité systématique, loin de là ! Les trois exemples étudiés appartiennent à des taxons différents. Les algues vertes forment de plus un groupe paraphylétique. Les algues unicellulaires, non abordées ici, augmentent encore le nombre de taxons

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

concernés par le terme algue. Comme le montre la définition donnée en introduction, les algues sont davantage des formes convergentes d'adaptation au milieu aquatique pour des organismes photosynthétiques : d'où l'intérêt du terme pour l'écologue.

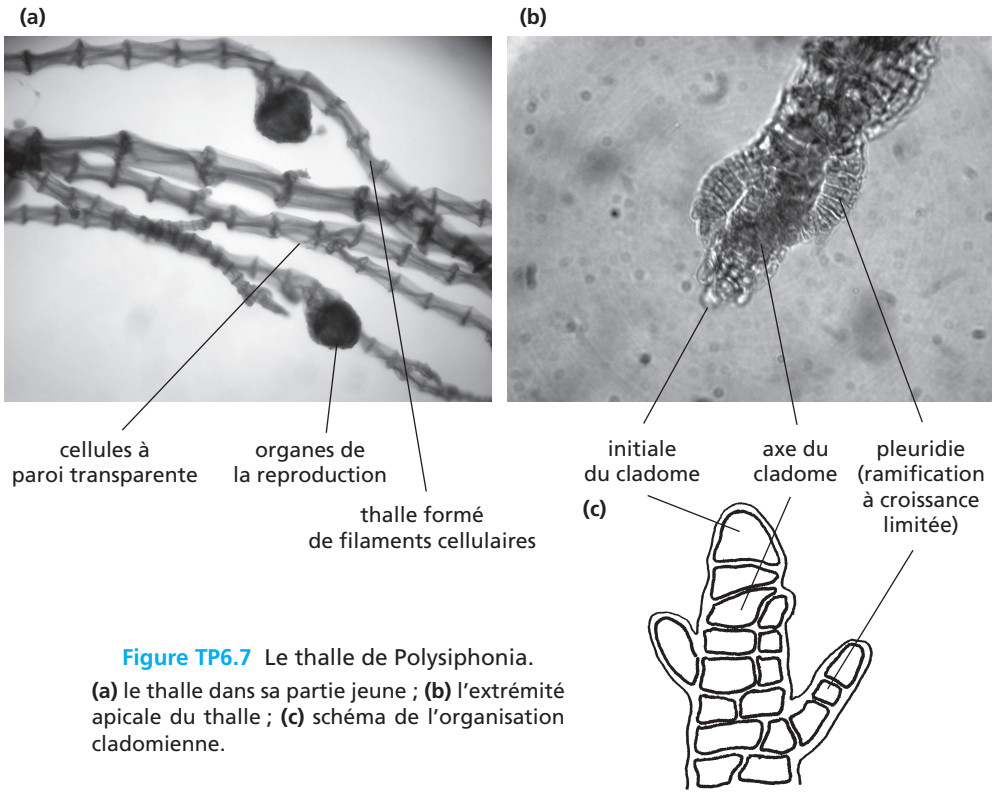


Figure TP6.7 Le thalle de Polysiphonia.
(a) le thalle dans sa partie jeune ; **(b)** l'extrémité apicale du thalle ; **(c)** schéma de l'organisation cladomienne.

Les champignons

TP 7

Plan

7.1 Étude d'une Mucorale : la moisissure du pain
7.2 Étude des champignons à basides (basidiomycètes)
7.3 Étude des champignons à asques (ascomycètes)
7.4 Caractères généraux des champignons
7.5 Les champignons dans la phylogénie

Objectifs

- Reconnaître les différents types de thalle des champignons.
- Identifier les fructifications des ascomycètes et des Basidiomycètes.
- Identifier les méiosporocystes et les méiospores.
- Identifier les sporocystes de multiplication végétative et les mitospores.
- Connaître les cycles simplifiés des champignons étudiés.

Introduction

Le plus souvent, le terme de « champignon » évoque des promenades automnales en forêt à la cueillette de bolets, de girolles ou autres. Si certains sont comestibles et assez communs (psalliote ou agaric), d'autres sont plus rares et très recherchés (amanite oronge, morille, truffe) ; enfin, certains sont redoutables par leur toxicité (amanite phalloïde, amanite printanière, amanite vireuse). Dans des domaines aussi variés que la boulangerie, la brasserie ou l'industrie pharmaceutique sont utilisées des levures qui sont aussi des champignons. Quelles sont les caractéristiques qui permettent de regrouper ces espèces sous le vocable « champignon » ? Une des plus évidente à la simple observation est l'absence de chlorophylle, ce qui n'exclut pas l'existence de couleurs très variées. Il en existe d'autres que nous allons aborder à travers un nombre réduit d'exemples.

7.1 ÉTUDE D'UNE MUCORALE : LA MOISISSURE DU PAIN (*RHIZOPUS NIGRICANS*)

Les mucorales sont des champignons très répandus : *Rhizopus* fréquent sur les produits alimentaires en est un agent d'altération et de pourriture ; *Mucor* commun à la surface des excréments animaux y forme un feutrage de fins filaments.

7.1.1 Structure du mycélium et multiplication végétative

a) Des champignons à mycélium non cloisonné

Cultivée sur du pain (milieu de culture riche), la moisissure du pain *Rhizopus nigricans* apparaît sous la forme d'une masse filamenteuse blanchâtre.

Prélevez quelques filaments et montez entre lame et lamelle dans les colorants fournis : rouge neutre, Lugol (les préparations peuvent être réalisées côte à côte sur la même lame). Observez aux différents grossissements du microscope.

L'appareil végétatif (figure TP7.1a) est constitué par un ensemble de filaments dits **filaments mycéliens** ou **mycélium**. Les parties les plus larges (ou **stolons**) présentent de courtes expansions plus étroites et ramifiées (ou **rhizoïdes**).

Chez les champignons comme les mucorales, le filament mycélien présente une structure cœnocytique appelée **siphon** (un siphon) : les noyaux, très petits et rarement visibles, sont dispersés dans une masse cytoplasmique occupant tout le volume du filament. Une paroi double le plasmalemme du côté extracellulaire. Le **mycélium** est dit **non cloisonné.** Seules les régions les plus anciennes du mycélium se retrouvent progressivement isolées par cloisonnement des régions terminales en croissance ; elles finissent par mourir.

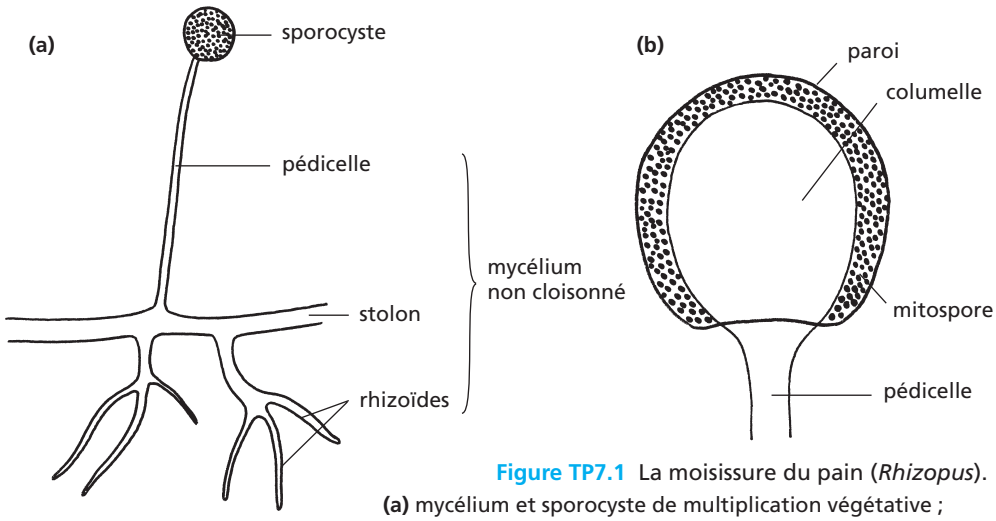


Figure TP7.1 La moisissure du pain (*Rhizopus*).
(a) mycélium et sporocyste de multiplication végétative ;
(b) détail d'un sporocyste de multiplication végétative.

b) La multiplication végétative chez une mucorale (*Rhizopus nigricans*)

Cultivé sur milieu riche, *Rhizopus* forme rapidement une masse filamenteuse blanchâtre dense au sein de laquelle se distinguent de petites formations punctiformes noires.
Prélevez en quelques unes et montez-les entre lame et lamelle soit à sec soit dans les colorants fournis. Les 2 préparations peuvent être réalisées sur la même lame. Observez aux différents grossissements du microscope.
Sur un milieu riche, *Rhizopus* réalise une multiplication végétative efficace grâce à des **sporocystes** pédicellés (figures TP7.1a et b et photo 1, cahier couleur p. 19). Ces sporocystes (ou **mitosporocystes**) sont spécialisés dans la production en grand nombre des **spores mitotiques** (ou mitospores) i. e. **spores non méiotiques**. Ils répondent bien à l'appellation de sporocyste : enveloppe réduite à la paroi cellulaire, produisant et contenant des spores mêmes si elles ne sont pas issues ici de méiose. Libérées, dispersées par l'air et déposées sur milieu favorable, ces **mitospores** germent et donnent naissance à de nouveaux filaments mycéliens.

7.1.2 Reproduction sexuée

Cultivé sur milieu pauvre ou lorsque le milieu s'appauvrit, *Rhizopus nigricans s'*engage dans la reproduction sexuée (figure TP 7.2 et photo 2, cahier couleur p. 19).
Observez aux différents grossissements du microscope une préparation commerciale de cystogamie de Rhizopus (ou de *Mucor mucedo*). Les phénomènes étudiés sont très comparables chez ces deux espèces.
Lors de la reproduction sexuée, chez 2 filaments mycéliens arrivés à proximité l'un de l'autre, la partie terminale du mycélium s'isole du reste du filament par une cloison puis se différencie en **gamétocyste.** Bien que peu spécialisés, ils répondent à l'appellation de gamétocyste : enveloppe réduite à la paroi cellulaire, produisant et contenant les gamètes limités ici à des noyaux haploïdes. Les 2 gamétocystes fusionnent leurs contenus : c'est la fécondation appelée **cystogamie**.
Dans le zygote formé (ou **cœnozygote**) se trouvent réunis des noyaux haploïdes venant de chaque gamétocyste ; ces noyaux fusionnent 2 à 2 mais parmi tous les noyaux diploïdes formés, un seul persiste. La **caryogamie** est immédiatement suivie de la **méiose**. L'unité formée contient 4 noyaux haploïdes dont 3 dégénèrent ; cette structure est aussi appelée **zygospore** car formée en partie du zygote (paroi, cytoplasme) et d'un noyau haploïde issu de méiose (équivalent à une méiospore). C'est une unité de résistance dont la vie ralentie se terminera par la germination qui est à l'origine d'un nouveau filament mycélien.

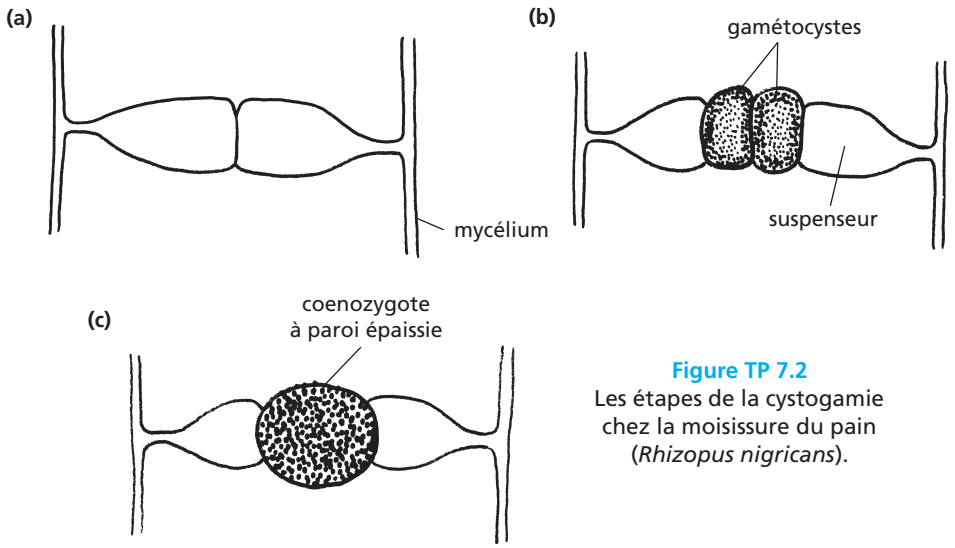


Figure TP 7.2
Les étapes de la cystogamie chez la moisissure du pain (*Rhizopus nigricans*).

7.2 ÉTUDE DES CHAMPIGNONS À BASIDES (BASIDIOMYCÈTES)

7.2.1 Structure du mycélium : des champignons à mycélium cloisonné

Exemple : l'Agaric champêtre (*Psalliota campestris*)

Le mycélium de ce champignon peut être abordé à l'aide de 2 matériels d'aspects bien différents :

- à partir de « blanc » de champignon, masse comprenant des filaments mycéliens et utilisée par les champignonnistes pour la culture du « champignon de Paris »,
- à partir de la chair prélevée au niveau de l'axe du pied des fructifications (§7.2.2a). Dans les 2 cas : prélevez un peu de matériel, étalez et écrasez sur lame, ajoutez une goutte d'eau et de colorant (colorants cités plus haut) puis couvrez d'une lamelle. Observez aux différents grossissements du microscope.

Au fort grossissement (figure TP7.3 et photo 3, cahier couleur p. 19), les filaments mycéliens apparaissent subdivisés par des cloisons transversales (ou ***septum***) régulièrement disposées tout au long du filament ; ces cloisons délimitent des cellules (ou **articles**) disposées bout à bout.

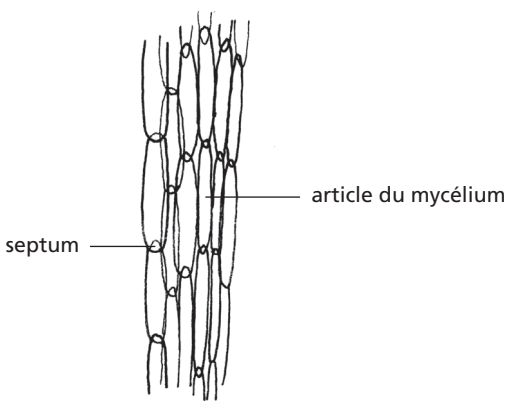


Figure TP 7.3 Mycélium d'Agaric champêtre (*Psalliota campestris*).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Chez les champignons comme l'Agaric, le filament mycélien présente une structure cloisonnée appelée **hyphe** (une hyphe) ; les cellules ou articles peuvent contenir un, deux ou plusieurs noyaux selon l'espèce et selon la période dans le cycle de reproduction mais ces noyaux, très petits, sont difficilement visibles.

7.2.2 Reproduction sexuée des champignons à basides (basidiomycètes)

Les « champignons » communs à la fin de l'été dans les pâtures, les prairies ou les bois sont la partie visible ou "fructification" mise en place lors de la reproduction sexuée. Ce type de fructification comportant un pied et un chapeau constitués de filaments mycéliens agglomérés est appelée **carpophore.**

a) Observation d'un carpophore

Observez un carpophore frais d'Agaric (figure TP7.4a) ; identifiez le pied et le chapeau.
Sectionnez ou détachez le pied au ras du chapeau et observez la face inférieure du chapeau garnie de lamelles rayonnantes appelées lamelles hyméniales.
Les méiospores peuvent être facilement obtenues : séparez du pied un chapeau fraîchement étalé et posez-le sur une feuille de papier ; au bout de quelques heures, les spores tombées des

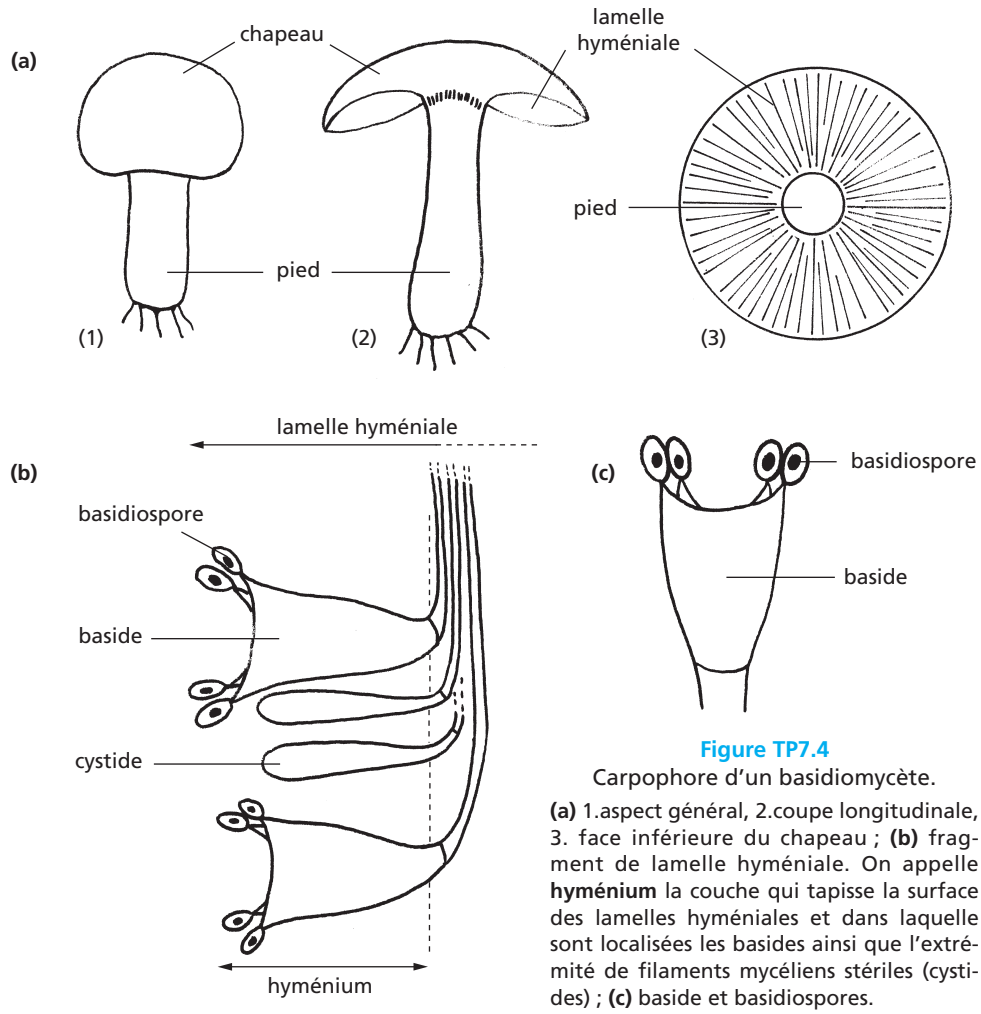


Figure TP7.4
Carpophore d'un basidiomycète.
(a) 1.aspect général, 2.coupe longitudinale, 3. face inférieure du chapeau ; **(b)** fragment de lamelle hyméniale. On appelle **hyménium** la couche qui tapisse la surface des lamelles hyméniales et dans laquelle sont localisées les basides ainsi que l'extrémité de filaments mycéliens stériles (cystides) ; **(c)** baside et basidiospores.

lamelles dessinent sur le papier des traînées rayonnantes. Elles peuvent être observées à la loupe binoculaire ou mieux, au microscope, après montage entre lame et lamelle.

Réalisez sur le bord du chapeau une coupe fine passant au travers des lamelles hyméniales ; montez-la entre lame et lamelle (dans le Lugol ou dans le bleu Coton, révélateur de la callose colorée en bleu vert) et observez les lamelles hyméniales aux différents grossissements du microscope. En cas d'échec, utilisez une préparation commerciale.

Les méiospores des basidiomycètes sont facilement repérables (figure TP7.4b et photos 4, 5 et 6, cahier couleur p. 19) à la surface des lamelles hyméniales : elles apparaissent groupées par 4, ce qui atteste de leur formation par **méiose** (ce sont des tétraspores). Elles sont formées et portées par des méiosporocystes appelés **basides** ; elles sont appelées **basidiospores**. Elles se détacheront des basides et, après dispersion, germeront pour former un nouveau mycélium à noyaux haploïdes (ou **mycélium primaire**).

> ***Remarque*** : Chez l'espèce cultivée de *Psalliota bispora* (« champignon de Paris »), les basides ne forment que deux basidiospores mais elles sont binuclées (photo 7, cahier couleur p. 19).

b) Place du carpophore dans la reproduction sexuée

Le carpophore des basidiomycètes est constitué de filaments mycéliens agglomérés et enchevêtrés. Ces filaments mycéliens ont la particularité d'être constitués d'articles contenant chacun 2 noyaux haploïdes ; on les qualifie d'**articles à dicaryon** et ce mycélium est appelé **mycélium secondaire** ou **mycélium à dicaryons.** Ce mycélium secondaire est le produit d'une **cystogamie** réalisée entre deux **mycéliums primaires**. Cette cystogamie donne naissance à un article contenant un noyau haploïde de chaque partenaire (« article à dicaryon ») mais ces deux noyaux haploïdes ne fusionnent pas dans un premier temps. L'union des gamétocystes constitue la première étape d'une fécondation dont plasmogamie et caryogamie sont largement séparées dans le temps. Cet article à dicaryon issu de la cystogamie entre en croissance et forme un mycélium à dicaryon qui constitue le carpophore.

La caryogamie se déroule dans un second temps au niveau des lamelles hyméniales dans les articles terminaux du mycélium à dicaryon (**baside**). Elle est immédiatement suivie de la méiose.

Parmi les basidiomycètes sont rangés des champignons comestibles excellents (nombreux cèpes ou bolets, girolles ou chanterelles) mais d'autres sont redoutables (amanites, encart TP7.1).

ENCART TP7.1

Des basidiomycètes mortels

Les amanites sont des basidiomycètes dont le carpophore est aisément reconnaissable par son pied doté d'un **anneau** et dont la base est enveloppée par une **volve**. Certaines amanites sont excellentes comme l'amanite oronge (*A. Caesarea*) cuite ou crue, l'amanite rougissante ou golmote (*A. rubescens*) cuite. D'autres comme l'amanite tue-mouche (*A. muscaria,* photo 8, cahier couleur p. 19) contiennent des toxines (muscarine, mycoatropine) et sont rarement mortelles mais sont à l'origine d'intoxications sévères. Enfin, les espèces suivantes sont les plus dangereuses car mortelles dans près de 90 % des cas. Il s'agit de l'amanite phalloïde (*A. phalloides*) facilement identifiable par son chapeau verdâtre ou olivâtre à lamelles blanches, son pied blanc, son anneau et sa volve à la base du pied. Ce champignon est mortel car il contient des polypeptides cycliques (**phalloïdine** et **α-amanitine**) non dégradés à la cuisson et détruisant les cellules du foie et du rein. La phalloïdine se fixe aux filaments d'actine et l'α-amanitine inhibe l'ARN polymérase II eucaryote de sorte que de nombreuses fonctions cellulaires sont perturbées (la transcription et la traduction, la respiration mitochondriale, les transports cellulaires) et les membranes cellulaires sont fragilisées (membrane plasmique, réseau membranaire intracellulaire). Sont également mortelles *A. verna* (A. printanière) et *A. virosa* (A. vireuse) toutes les deux à chapeau blanc. Suite à une ingestion, les chances de survie dépendent de la rapidité du diagnostic et du traitement mais les séquelles sont graves.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

7.3 ÉTUDE DES CHAMPIGNONS À ASQUES (ASCOMYCÈTES)

Leur mycélium est une hyphe (mycélium cloisonné) comme chez les Basidiomycètes.

7.3.1 La multiplication végétative des ascomycètes

Certains Ascomycètes comme *Aspergillus sp.* et *Penicillium sp.* sont aussi considérés comme des moisissures (encart TP7.3) ; ils réalisent une multiplication végétative très efficace.

Observez aux différents grossissements du microscope des préparations commerciales d'*Aspergillus sp.* et/ou de *Penicillium sp.*

Le mycélium à noyaux haploïdes (mycélium primaire) porte des sporocystes spécialisés dans la multiplication végétative (figure TP7.5 et photos 1 et 2, cahier couleur p. 20) ; ces sporocystes produisent par mitoses, les unes après les autres et en grand nombre, des spores mitotiques haploïdes (ou **mitospores**) disposées en chaînes. Celles-ci se détachent et sont dispersées par le vent. Placée dans des conditions favorables, chaque mitospore germe et donne naissance à un filament mycélien aux noyaux haploïdes ou **mycélium primaire**.

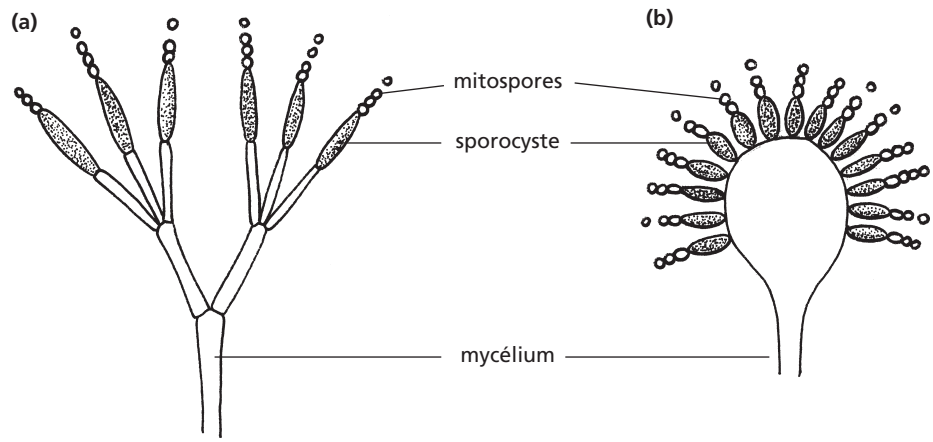


Figure TP7.5 Sporocystes de multiplication végétative d'ascomycètes.
(a) Penicillium ; **(b)** Aspergillus.

La production de spores mitotiques est très commune chez les ascomycètes. Elle offre, comme chez les mucorales, un énorme potentiel de multiplication et de colonisation.

7.3.2 Reproduction sexuée des ascomycètes

Les fructifications des ascomycètes sont beaucoup moins connues du grand public que celle des basidiomycètes car elles sont beaucoup plus petites et passent le plus souvent inaperçues.

a) Les ascomycètes à apothécies

Deux espèces sont suffisamment fréquentes pour être facilement récoltées (figure TP7.6).

- La **Bulgaire** (*Bulgaria inquinans*) s'observe couramment dans les bois sur l'écorce des troncs de chênes abattus ; ses fructifications (1 à 2 cm de diamètre) de consistance caoutchouteuse ont l'aspect de disques de couleur brunâtre à noirâtre, à surface lisse et bord relevé. Ces fructifications se conservent longtemps dans la nature et en laboratoire par simple dessication ; elles se rétractent et prennent alors un aspect corné.
- Une espèce plus visible est la **Pézize orangée** (*Aleuria aurentia*), fréquente sur le sol des places à feu des bucherons. Ses fructifications (0,5 à 5 cm de diamètre) ont la forme de cupules aplaties dont la face supérieure concave est de couleur orange vif.

Ces fructifications d'échelle centimétrique et en forme de coupe ouverte sont appelées **apothécies** (une apothécie). Ces apothécies sont mises en place lors de la reproduction sexuée et sont constituées de filaments agglomérés de mycélium secondaire.

➤ Observation d'une apothécie

L'étude peut être abordée de 2 façons.

• À l'aide de matériel frais

Prélevez sur la pointe d'une aiguille lancéolée ou d'un scalpel, un très petit fragment (1 ou 2 millimètres) de la couche fertile qui tapisse la face concave d'une apothécie. Écrasez et étalez dans une goutte d'eau, ajoutez une goutte de colorant (Lugol ou bleu Coton) et couvrez d'une lamelle. Observez aux différents grossissements du microscope.

• À l'aide de préparations commerciales

Observez aux différents grossissements du microscope une préparation d'apothécie de Pézize ou de Bulgaire.

Sur les préparations (figure TP7.6 b et c et photo 3, cahier couleur p. 20), il faut rechercher les méiospores au sein de l'hyménium qui tapisse la face supérieure concave des apothécies. Elles y sont facilement repérables : de forme ovoïde, elles sont alignées par 8, formées et contenues dans des méiosporocystes appelés **asques** (un asque). Cette disposition particulière fait des ascomycètes un matériel de choix pour l'étude des conséquences génétiques de la méiose. Elles sont appelées **ascospores** et leur nombre de 8 est dû à l'existence d'une mitose post-méiotique ($2 \times 4 = 8$). Ces ascospores seront expulsées des asques, dispersées par le vent et germeront pour former un nouveau mycélium à noyaux haploïdes ou **mycélium primaire**.

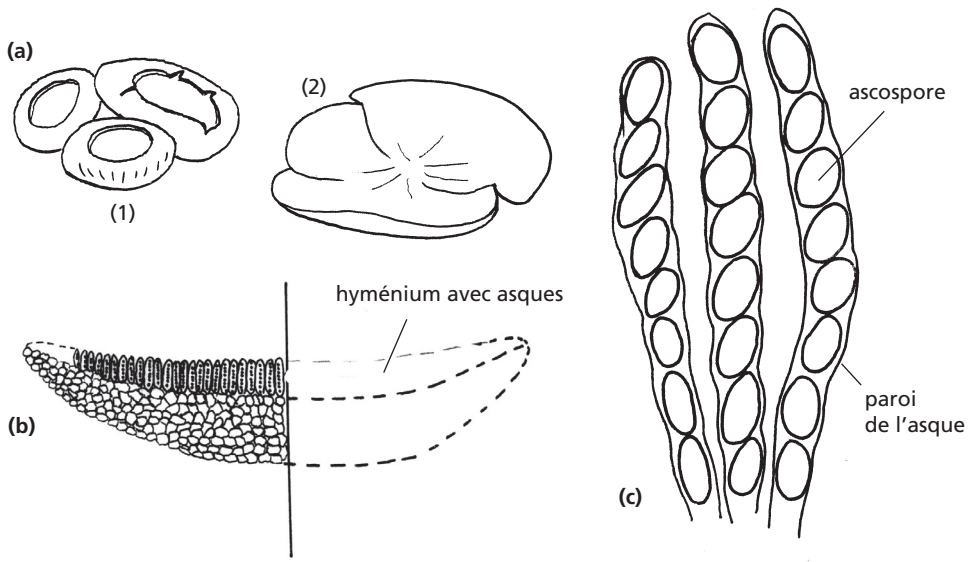


Figure TP7.6 Apothécie d'un ascomycète.

(a) aspect général (1. Bulgaire, 2. Pézize) ; **(b)** organisation vue en coupe ; **(c)** asque et ascospores . On appelle **hyménium** la couche fertile dans laquelle sont localisés les asques ainsi que des filaments mycéliens stériles.

➤ Place de l'apothécie dans la reproduction sexuée

L'apothécie des ascomycètes est constituée de filaments mycéliens agglomérés et enchevêtrés mais, à la différence des fructifications des basidiomycètes, elle est formée à la fois des mycéliums primaires des deux partenaires et du **mycélium secondaire** ou **mycélium à dicaryons** issu de la cystogamie. Comme chez les basidiomycètes, le mycélium secondaire est le produit de la **cystogamie** réalisée entre deux **mycéliums primaires**, cystogamie qui donne naissance à

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

un zygote contenant un noyau haploïde de chaque partenaire. Ce zygote entre en croissance et forme un mycélium à dicaryon qui participe à l'édification de l'apothécie. La caryogamie, largement séparée de la plasmogamie, se déroule au niveau de l'hyménium dans les articles terminaux du mycélium à dicaryon (**asque**). Elle est immédiatement suivie de la méiose et d'une **mitose post-méiotique**.

b) Les ascomycètes à périthèces : exemple de *Sordaria sp.*

Chez Sordaria, les fructifications de taille modeste (plus petite qu'une tête d'épingle) ont la forme d'une urne ouverte. Il est facile de les prélever à l'aide de pinces fines sur le milieu de culture des boîtes de Pétri dans lesquelles le champignon est cultivé. Il faut ensuite les monter entre lame et lamelle dans de l'eau glycérinée. Avant d'observer aux différents grossissements du microscope, exercer une légère pression sur la lamelle pour faire éclater les périthèces. Ceci permet d'observer les différents types d'asques formés selon la répartition de leurs ascospores (photos 4, 5 et 6, cahier couleur p. 20). En effet, dans l'asque, les méiospores sont rangées dans l'ordre des divisions qui leur ont donné naissance. On parle **d'asques ordonnés**.

Voir chapitre 8, § 8.1.2

> ***Remarque*** : On nomme **ascocarpes** les fructifications des ascomycètes ; les apothécies et les périthèces en sont les deux principaux types.

Outre la Pézize orangée et la Bulgaire sont également rangées parmi les ascomycètes les Helvelles mais aussi d'excellents comestibles tels que les truffes et les morilles (photo 7, cahier couleur p. 20), ainsi que les levures (encart TP7.2), ces dernières ne formant pas d'ascocarpes.

ENCART TP7.2

Les levures : des champignons à thalle unicellulaire

La levure de bière (*Saccharomyces cerevisiae*) est un exemple qu'il est très facile d'observer. Il suffit de prélever quelques gouttes d'une suspension de levures puis de monter entre lame et lamelle avec différents colorants : Rouge neutre, colorant vital des vacuoles, Bleu coton révélateur de la callose et réactif de Lugol révélateur du glycogène.

Au fort grossissement du microscope (objectif 100 en immersion), la coloration bleu vert de la paroi révèle la présence de callose ; le cytoplasme montre des vacuoles colorées en rose et, hors des vacuoles, des inclusions de glycogène colorées en brun.

Sur milieu riche en sucres, la levure de bière montre une forte aptitude à la reproduction asexuée par bourgeonnement. Le bourgeonnement continu peut conduire à la formation de chaînes d'individus qui se détachent un à un. Les levures constituent un matériel expérimental de choix dans divers domaines de la biologie : génétique, énergétique. Elles sont aussi largement utilisées en industrie agroalimentaire.

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 7, § 7.1.1

7.4 CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES CHAMPIGNONS

7.4.1 Les singularités de l'appareil végétatif

L'appareil végétatif des champignons ne montre ni tige, ni racine, ni feuille : c'est un **thalle**. Ce thalle peut être unicellulaire (cas des levures, encart TP7.2) ou filamenteux (mycélium). Selon l'organisation du mycélium, on distingue des champignons à mycélium non cloisonné (siphon) et des champignons à mycélium cloisonné (hyphe).

Les champignons montrent plusieurs singularités biochimiques :

- des réserves glucidiques originales (glycogène),
- des parois à composition originale (callosique, mais aussi chitineuse ou chitino-callosique selon les genres),
- l'absence de pigments photosynthétiques ; ceci n'exclut pas l'existence de pigments (mélanines).

Sur le plan métabolique, ils sont dépourvus de plastes et sont donc hétérotrophes au carbone. Ils se nourrissent par **absorbotrophie** : sécrétion d'**exoenzymes** assurant une digestion externe

Voir chapitre 9, § 9.4.1

des macromolécules organiques du milieu ambiant, absorption des molécules simples produites par cette digestion externe. Les filaments mycéliens présentent une forte élongation terminale et une grande capacité de **ramification**. Ceci leur permet l'exploration du substrat dans lequel ils se nourrissent. De plus, ils produisent des antibiotiques éliminant les micro-organismes susceptibles de profiter des produits de cette digestion.
Enfin, les noyaux sont très petits et rendent difficile l'observation détaillée des phénomènes reproducteurs.

7.4.2 Les particularités de la reproduction

a) Une multiplication végétative efficace par mitosporocystes et mitospores

La production de spores mitotiques est très commune chez les mucorales et les ascomycètes. Elle leur offre un énorme potentiel de multiplication et de colonisation.

ENCART TP7.3

Un peu de vocabulaire

Le terme « **moisissure** » a un sens assez large. Communément, il désigne des champignons se développant grâce à l'humidité ambiante sur des végétaux, des fruits, des denrées alimentaires et plus généralement sur de la matière organique. En mycologie, il rassemble des champignons à thalle mycélien et ne produisant pas de fructifications. Parmi les moisissures, on trouvera donc des Zygomycètes (*Rhizopus, Mucor*) aussi bien que des Ascomycètes ne formant pas d'ascocarpe (*Aspergillus, Penicillium*).
À propos de la multiplication végétative des champignons, la littérature offre un vocabulaire foisonnant. Ainsi, les spores mitotiques ou mitospores des Mucorales sont aussi appelées **conidies** et elles sont produites par des **conidiocystes** portés par à l'extrémité de filament mycéliens nommée **conidiocystophores**. Chez les Ascomycètes, les mitospores ou conidies sont produites par des articles spécialisés nommés **phialides**. Cet abondant vocabulaire, non exigible aux concours, ne doit pas rebuter le lecteur ; les phénomènes auxquels il s'applique sont plutôt simples.

b) Un cycle de reproduction sexuée monogénétique et haplophasique

➤ Cycle des mucorales

L'essentiel du cycle est réalisé à l'état haploïde puisque la caryogamie est immédiatement suivie de la méiose (figure TP7.7). Le mycélium est doté de noyaux haploïdes ; le zygote issu de la caryogamie est le seul stade diploïde. Une efficace multiplication végétative est assurée par le mycélium grâce à des mitosporocystes.

➤ Cycle des ascomycètes et des basidiomycètes

Le cycle comporte deux types de mycélium (figure TP7.8) :

- le **mycélium primaire** aux noyaux haploïdes provenant de la germination d'une méiospore (basidiospore, ascospore),
- le **mycélium secondaire** à dicaryon issu de la cystogamie. Dans ce mycélium à dicaryon (ou mycélium secondaire), les noyaux haploïdes ne fusionnent pas. La caryogamie ne surviendra que tardivement dans les méiosporocystes (baside, asque). La fécondation est donc très étalée dans le temps : la plasmogamie est réalisée lors de la cystogamie mais la caryogamie est beaucoup plus tardive.

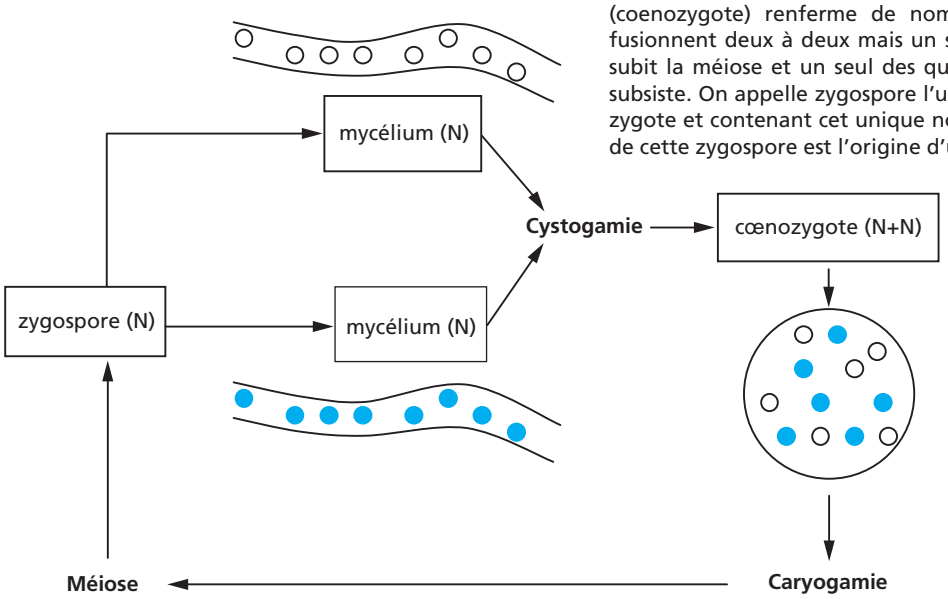
Dans le cycle de reproduction des ascomycètes, il faut donc distinguer deux types de sporocystes :

- des sporocystes non méiotiques formés par le mycélium primaire, et producteurs de spores non méiotiques (mitospores),
- des sporocystes méiotiques (asques) formés par le mycélium à dicaryon et producteurs de méiospores.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Figure TP7.7 Cycle de reproduction d'une mucorale.

Les mycéliums des deux partenaires sont représentés avec des noyaux de couleurs différentes. Après la cystogamie, le zygote (coenozygote) renferme de nombreux noyaux haploïdes qui fusionnent deux à deux mais un seul noyau diploïde persiste. Il subit la méiose et un seul des quatre noyaux haploïdes formés subsiste. On appelle zygospore l'unité formée à partir du coenozygote et contenant cet unique noyau haploïde. La germination de cette zygospore est l'origine d'un nouveau mycélium.



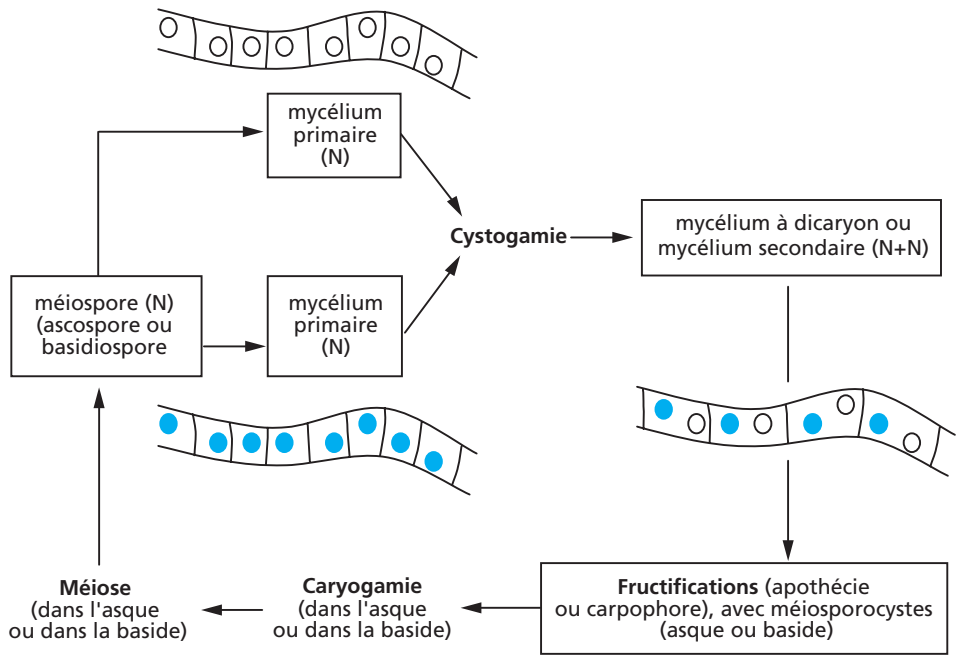


Figure TP7.8 Cycle de reproduction des basidiomycètes et des ascomycètes.

Les mycéliums primaires des deux partenaires sont représentés avec des noyaux de couleurs différentes ; après la cystogamie, le mycélium secondaire (mycélium à dicaryon) est formé d'articles contenant un noyau de chaque type. La fécondation est étalée dans le temps : lors de la cystogamie, la plasmogamie est immédiate alors que la caryogamie survient plus tard dans le méiosporocyste (baside ou asque). La caryogamie est suivie sans délai de la méiose.

7.5 LES CHAMPIGNONS DANS LA PHYLOGÉNIE

Les champignons peuvent être définis comme des organismes eucaryotes, majoritairement terrestres, hétérotrophes dont l'appareil végétatif est un thalle formé de cellules ou de filaments dotés d'une paroi. Le terme de champignon a une valeur écologique et pratique mais n'a pas de valeur phylogénétique : dans la classification phylogénétique, les champignons n'existent pas. Le mildiou de la vigne est aussi un champignon mais il n'appartient pas au clade des eumycètes. Il fait partie des straménopiles, comme le fucus étudié dans le TP précédent.

Les zygomycètes, les ascomycètes et les basidiomycètes sont des **eumycètes**.

Les zygomycètes (dont font partie les mucorales) sont des champignons à mycélium non cloisonné dont le cycle de reproduction est réalisé à l'état haploïde.

Les ascomycètes et les basidiomycètes ont en commun leur mycélium cloisonné et une cystogamie à l'origine d'un mycélium à dicaryon ; dans l'article terminal du mycélium à dicaryon (baside, asque) se déroulent successivement la caryogamie puis la méiose.

Voir chapitre 1

Dans la classification phylogénétique, les eumycètes apparaissent comme le groupe frère des métazoaires.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Les bryophytes

TP 8

Plan

8.1 Appareil végétatif du Polytric : une tige feuillée
8.2 Reproduction et cycle du Polytric
8.3 Caractères écologiques fondamentaux des bryophytes
8.4 Identification de quelques bryophytes
8.5 Position phylogénétique des bryophytes

Objectifs

- Connaître la morphologie et l'anatomie d'une mousse.
- Réaliser des montages de gamétanges (anthéridies et archégones).
- Identifier les deux générations.
- Réaliser et analyser une coupe de capsule de sporogone.

Introduction

Le polytric élégant (*Polytrichum formosum*) est une plante fréquente des sous-bois et lieux humides à sols sablonneux et siliceux où il peut former, seul ou en association avec d'autres mousses, un tapis continu : la strate muscinale.
Observez une touffe de polytric. Il se présente en populations serrées de pousses vertes (chlorophylliennes, autotrophes au carbone) souvent gorgées d'eau et faiblement ancrées au sol (photo 1, cahier couleur p. 21).

8.1 APPAREIL VÉGÉTATIF DU POLYTRIC : UNE TIGE FEUILLÉE

8.1.1 Morphologie

Extrayez un pied d'une touffe de polytric ; observez à l'œil nu puis à la loupe à main. Chaque pied (6 à 15 cm de long) présente une tige comportant (figure TP8.1a) :

- une partie profonde brune, grêle en décomposition à sa base,
- une partie dressée, verte, constituée d'un axe vertical garni de feuilles étroites, pointues et denticulées.

Prélevez une feuille ; montez-la dans l'eau entre lame et lamelle et observez au faible grossissement du microscope (figure TP8.1b).
Les feuilles – dépourvues de pétiole – sont dotées sur leur face supérieure de lamelles verticales qui augmentent la surface foliaire, assurent la rétention physique de la moindre pluie ou rosée (figure TP8.2 et photo 3, cahier couleur p. 21). Elles sont les principales responsables de l'absorption hydrominérale car leur surface dépourvue de cutine est perméable. Les rhizoïdes, poils pluricellulaires de la base de la tige, assurent une faible part de l'absorption d'eau et un modeste ancrage dans l'humus.

8.1.2 Anatomie de la tige

Réalisez à la lame de rasoir une coupe transversale de la tige, montez-la dans l'eau entre lame et lamelle ; observez aux différents grossissements du microscope.
Notez les sections de la base des feuilles appliquées autour de la tige, la symétrie axiale de la tige et la disposition des cellules en couches concentriques.
De la périphérie vers le centre sont observables (figure TP8.3 et photo 2, cahier couleur p. 21) :

- une **assise superficielle** protectrice dépourvue de stomates (épiderme), constituée de cellules dotées de plastes et à paroi externe hydrophobe imprégnée de lipides ;

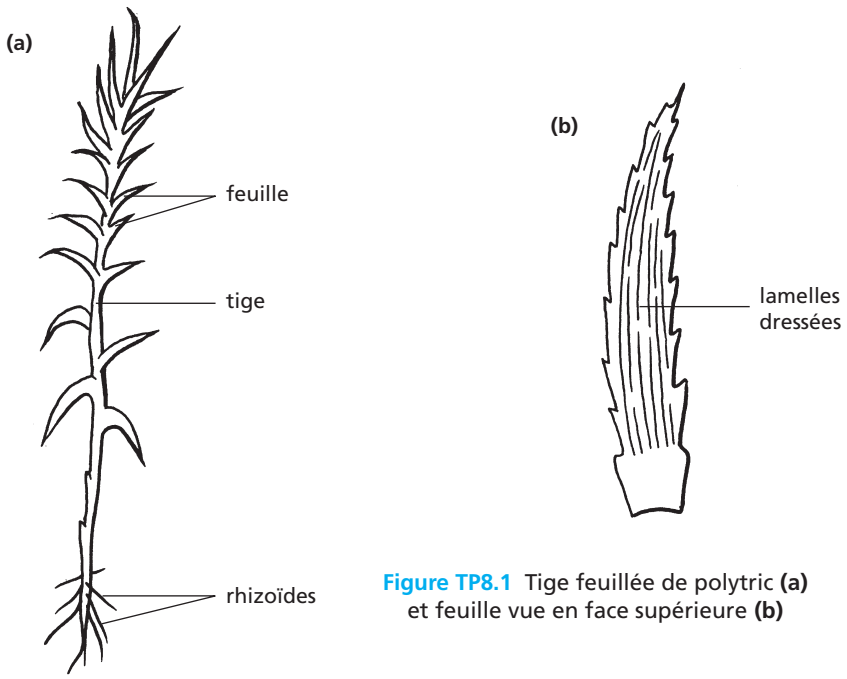


Figure TP8.1 Tige feuillée de polytric **(a)** et feuille vue en face supérieure **(b)**

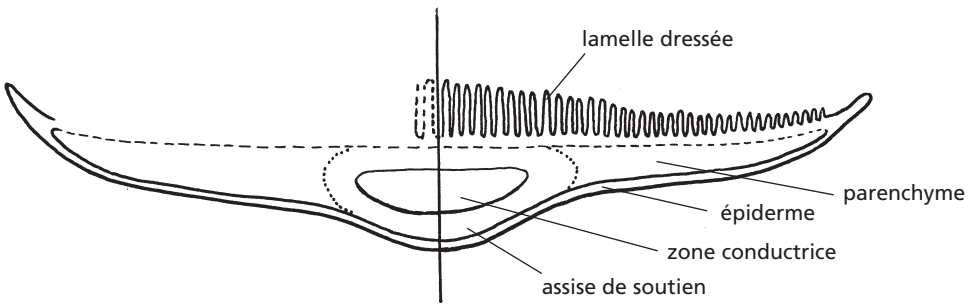


Figure TP8.2 Feuille de polytric (coupe transversale).

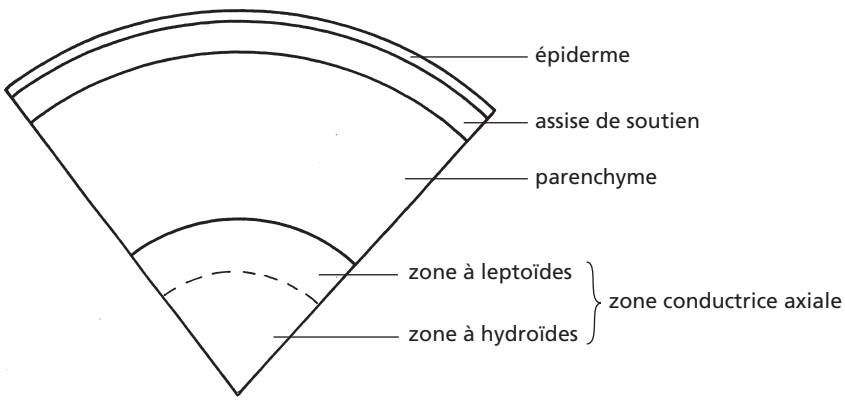


Figure TP8.3 Tige de polytric (coupe transversale).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

- une **assise de stéréïdes** (cellules de soutien chlorophylliennes à paroi pectocellulosique épaisse) ;
- un **parenchyme** à cellules de grande taille, chlorophylliennes (présence de plastes, réserves d'amidon) et à paroi pectocellulosique mince ;
- une **zone axiale conductrice** comportant 2 catégories de cellules différenciées très allongées et étroites mais dont la distinction est difficile au microscope photonique :
  - les **hydroïdes**, au centre de la zone axiale, bien structurées (noyau, cytoplasme), à paroi non lignifiée. Elles conduisent eau et sels minéraux. Au terme de leur élongation, elles meurent ; leur contenu disparaît et leurs parois sont progressivement hydrolysées ;
  - les **leptoïdes**, situées en périphérie de la zone axiale, montrent de nombreux organites en dégénérescence. Elles sont spécialisées dans la translocation des substances organiques.

Hydroïdes et leptoïdes sont associées à des cellules parenchymateuses bien structurées vivantes.

Voir TP9 et 10

Voir chapitre 8, § 8.5

Remarque : les hydroïdes évoquent les éléments du xylème mais ne présentent pas de lignine dans leurs parois ; les leptoïdes évoquent les éléments du phloème mais ne possèdent ni cribles ni cellules compagnes. La plupart des mousses ne présentent pas d'hydroïdes et de leptoïdes ; le polytric est une des rares mousses à tissus différenciés. Retenir qu'il n'y a pas de tissus conducteurs au sens où on les a vus chez les angiospermes et d'autres, notamment pas de xylème et de phloème. Les bryophytes ne sont pas des trachéophytes mais des hémitrachéophytes.

8.1.3 Croissance et physiologie

a) Croissance

Les tiges ont une **taille limitée**. La croissance orthotrope (verticale vers le haut) est assurée par une **cellule initiale apicale** de forme tétraédrique se divisant alternativement sur ses trois faces inférieures (il n'y a pas de méristème terminal). Les pieds ont une taille limitée car la tige dégénère par la base.

b) Physiologie

Observez et comparez les deux états du polytric (aspect, masse).

- En présence d'eau, les feuilles sont largement étalées. Eau et sels minéraux pénètrent dans la plante par les rhizoïdes (un peu) mais surtout par toute la surface foliaire (figure TP8.2) et parviennent rapidement aux autres cellules (conduction ectohydre). Chez le polytric, il existe en outre une conduction interne grâce aux hydroïdes.
- En période sèche, les feuilles s'appliquent contre la tige. Le végétal se déshydrate rapidement car – à l'exception de la tige – les surfaces sont perméables. La teneur en eau du végétal chute de 95 % à 15 %. Le végétal entre en **anhydrobiose** : état de vie ralentie où les échanges gazeux respiratoires et photosynthétiques sont indécelables, où la résistance aux conditions extrêmes (froid, sécheresse) est forte. Cet état peut durer plusieurs années.
- Le retour à l'état normal est appelé **reviviscence** ; il est marqué par la réhydratation, le redémarrage des métabolismes respiratoire puis photosynthétique. La reviviscence peut être totale ou partielle.

Les mousses sont des végétaux **poïkilohydres** (du grec *poikilos* variable) évitant la sécheresse en se….déshydratant.

Conclusions à l'étude de l'appareil végétatif du polytric

Les Mousses (principal groupe des bryophytes) sont des végétaux chlorophylliens dont l'appareil végétatif de petite taille est dépourvu de racines, de méristèmes et de vaisseaux véritables ; les épidermes sont dépourvus de cutine. Ceci est généralisable à l'ensemble des bryophytes (mousses et sphaignes).

8.2 REPRODUCTION ET CYCLE DU POLYTRIC

Le polytric est un végétal dioïque : il existe des pieds feuillés mâles et des pieds feuillés femelles mais pieds mâles et pieds femelles ont la même organisation végétative.

8.2.1 La tige feuillée est productrice de gamètes

a) Mise en place des gamétanges

Voir chapitre 5, encart 5.1

Au printemps, chaque pied mâle met en place à son sommet une rosette de larges feuilles (l'involucre ou corbeille) au centre de laquelle sont visibles les **anthéridies** (gamétanges mâles) accompagnées de poils stériles (les paraphyses). De même, chaque pied femelle met en place à son sommet une corbeille à **archégones** (gamétanges femelles). Dans ces gamétanges, les gamètes sont formés à l'issue de mitoses.

Réalisez à la lame de rasoir une coupe longitudinale de corbeille, montez dans l'eau entre lame et lamelle et observez au microscope (figure TP8.4a et 8.4b et photos 4 et 5, cahier couleur p. 21). Complétez l'observation à l'aide de préparations commerciales.

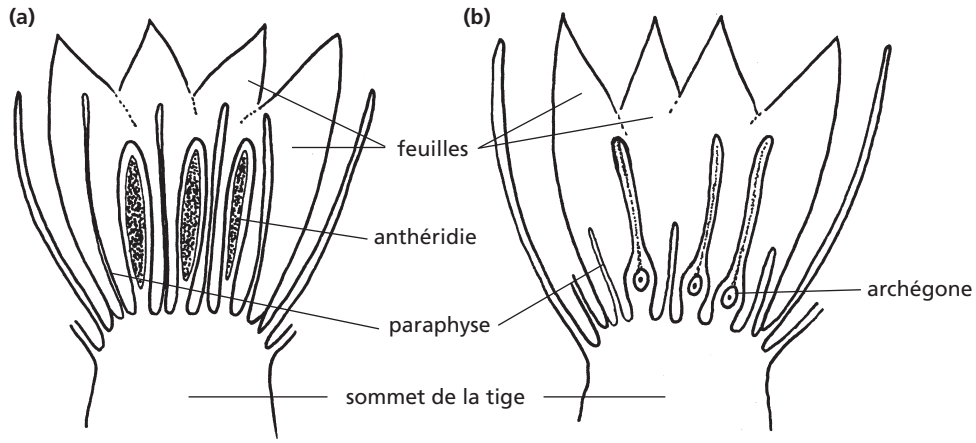


Figure TP8.4 Corbeille à anthéridies **(a)** et corbeille à archégones **(b)**.

b) Organisation des gamétanges

Les **anthéridies** (figure TP8.5a), en forme de massue, renferment des cellules haploïdes formant par mitoses des **gamètes mâles** biflagellés. Ce contenu (les gamètes mâles) et le contenant (une paroi constituée de cellules) justifient l'appellation de gamétange, gamétange mâle dans le cas présent. À leur sommet, la paroi des anthéridies est faite de cellules à paroi mucilagineuse formant le capuchon. À maturité et en période humide, la dissociation des cellules de ce capuchon permet la libération des gamètes mâles.

Les **archégones** (figure TP8.5b et photos 6 et 7, cahier couleur p. 21) sont peu nombreux et présentent une base renflée (le ventre) surmontée d'un col effilé. Le ventre contient l'unique **oosphère** (gamète femelle). Il est constitué d'une paroi pluricellulaire (le contenant) entourant le gamète femelle (le contenu) ; il s'agit d'un gamétange femelle. Le col contient une rangée cellulaire axiale. À maturité et en période humide, les cellules de la rangée axiale dégénèrent en un mucilage hydrophile qui s'imbibe et conduit à l'ouverture du sommet du col.

> ***À retenir :*** le pied feuillé vert porte des gamétanges et il produit des gamètes. Il a donc valeur de gamétophyte. L'ensemble n'est réalisé que par des mitoses ; il est donc constitué de cellules haploïdes (comme les gamètes qu'il produit). Le polytrie, comme l'ensemble des mousses possède des structures productrices de cellules sexuelles de type « ange ». Il s'agit d'un embryophyte ou archégoniate.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

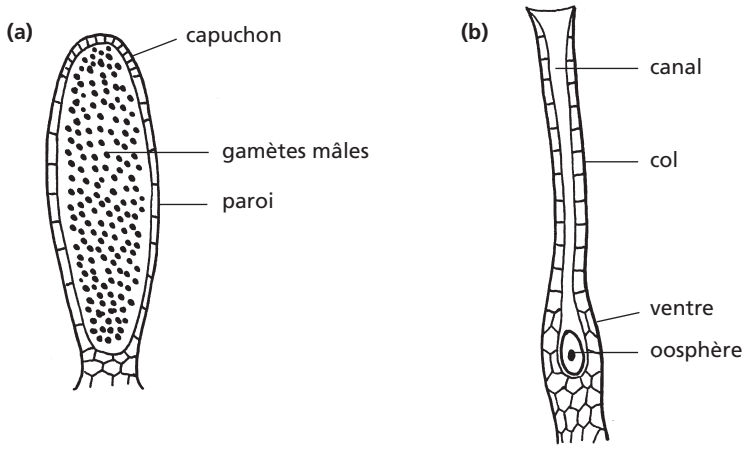


Figure TP8.5 Anthéridie **(a)** et archégone **(b)** à maturité.

8.2.2 Fécondation aquatique

En période humide (pluie, rosée), les touffes de mousse sont imbibées d'eau. La libération des gamètes mâles est suivie de la fécondation ; elle nécessite un film d'eau continu entre les sommets des pieds mâles et des pieds femelles. Dans ce film d'eau, les **gamètes mâles** nagent jusqu'aux archégones, pénètrent par le col et l'un d'entre eux s'unit à l'oosphère. Leur nage est orientée par leur chimiotactisme positif pour le saccharose contenu dans le mucilage du col de l'archégone. La fécondation est une **zoïdogamie** (encart 5.2) et elle est obligatoirement croisée (espèce dioïque). Elle est donc tributaire de l'eau du biotope : les mousses, par leur reproduction, sont mal adaptées au milieu aérien.
Le zygote formé dans le ventre d'un archégone se développe immédiatement. Même si plusieurs fécondations surviennent au sommet du pied femelle, un seul zygote évolue en embryon puis en sporogone. Issu du zygote par mitoses, le sporogone est fait de cellules diploïdes.

8.2.3 Sporogone et formation des méiospores

Identifier une tige femelle porteuse d'un sporogone et distinguer les 2 générations (figure TP8.6 et photo 1, cahier couleur p. 21).
Le sporogone montre deux parties : un axe (la soie) portant à son sommet une **capsule**. La capsule produit par méiose des **méiospores** (tétraspores). La **coiffe** qui encapuchonne la capsule du sporogone est un vestige de l'archégone dans lequel s'est déroulée la fécondation, archégone déchiré suite au développement du zygote.
Observez au microscope des préparations commerciales de capsule en coupe longitudinale et en coupe transversale (figure TP8.7 et photo 9, cahier couleur p. 21). L'**urne**, organisée autour d'un axe (la **columelle**), comprend de la surface vers l'axe, un épiderme stomatique, un parenchyme (lacuneux en profondeur) hébergeant un **tissu sporogène** dont les cellules diploïdes formeront par méiose les **méiospores**.
Toutes les méiospores sont identiques. Elles seront libérées par temps sec : les dents du **péristome** se recourbent ce qui conduit à la déchirure du **diaphragme** et à la chute de l'opercule (figure TP8.8). La masse des méiospores est dispersée par le vent.
La capsule du sporogone, pluricellulaire, est le contenant des méiospores (encart TP8.1) très différencié avec urne, péristome, diaphragme et opercule. Il s'agit donc d'un sporange (encart 5.1).

> ***À retenir :*** Le sporogone porte un sporange et il produit des méiospores par méiose ; il est constitué de cellules diploïdes. Il a donc valeur de sporophyte et il représente la diplophase.

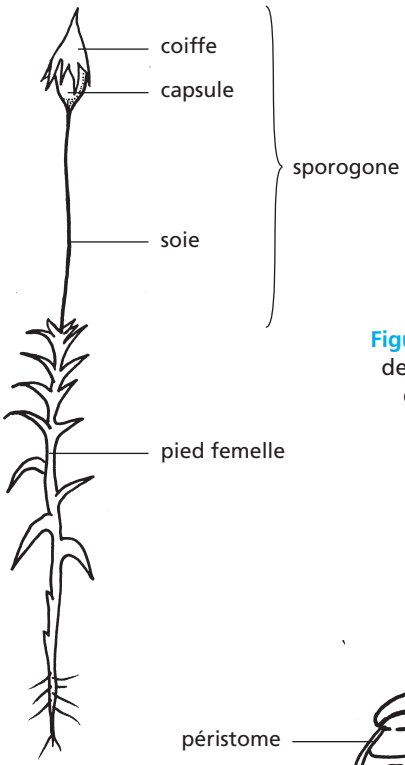
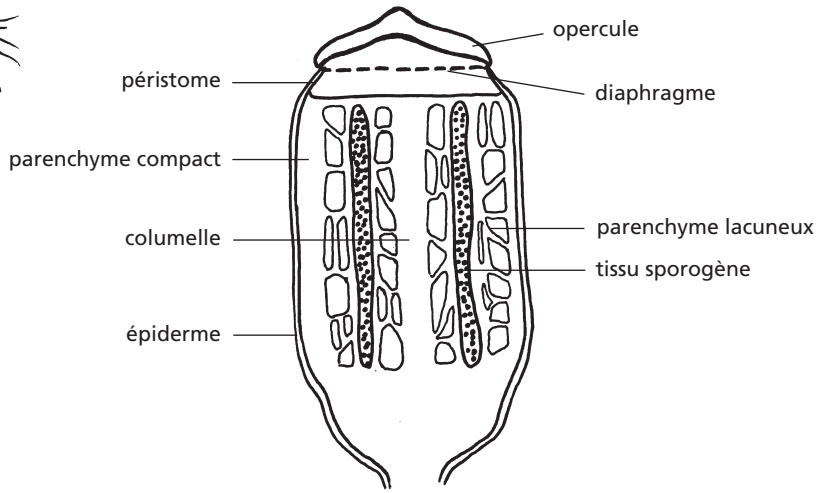


Figure TP8.6 Sporogone de polytric au sommet d'un pied femelle.

Figure TP8.7
Capsule en coupe longitudinale.



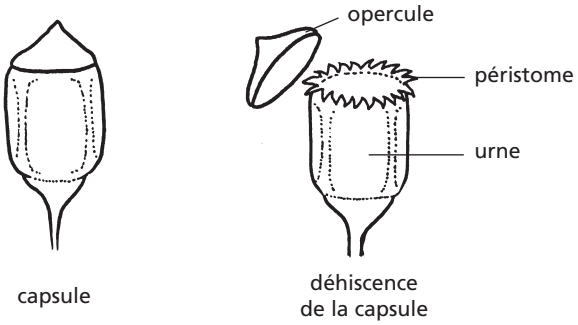


Figure TP8.8 La libération des méiospores.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

ENCART TP8.1

La distinction pied mâle/pied femelle

En absence de sporogone, comment distinguer les pieds mâles et les pieds femelles de polytric ?

Chez les pieds mâles, ce sont des cellules latérales de l'initiale apicale qui forment les anthéridies ; la cellule initiale subsiste. Après la disparition des anthéridies, la croissance des pousses mâles reprend grâce à cette initale et on peut parfois observer sur la même pousse mâle deux involucres successifs, celui mis en place dans la reproduction en cours et, plus bas sur la tige, celui mis en place lors de la reproduction passée.

Chez les pieds femelles, la cellule initiale apicale forme les archégones et, après leur disparition, la tige femelle dépourvue de cellule apicale ne s'allonge plus.

8.2.4 Méiospores et germination

En présence d'eau, la germination des méiospores donne naissance à un filament chlorophyllien ramifié : le **protonéma** (figure TP8.9 et photo 8, cahier couleur p. 21). Celui-ci porte des rhizoïdes et des initiales tétraédriques qui sont chacune à l'origine d'un nouveau pied. Ainsi, chaque méiospore est à l'origine d'une nouvelle touffe de polytric dont tous les individus, issus de la même méiospore, sont de même sexe et ont le même génotype. Les pieds feuillés de cette nouvelle touffe consituent un **clone**. Le protonéma disparaîtra : il n'a qu'une existence transitoire.

Voir chapitre 6

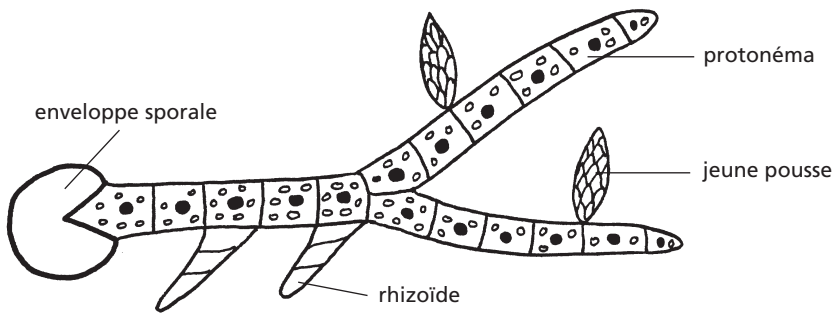


Figure TP8.9 Germination des méiospores et protonéma.

8.2.5 Cycle de reproduction du polytric

À l'issue de l'étude de la reproduction du polytric, les bryophytes apparaissent comme des végétaux à cycle de reproduction (figure TP8.10) **digénétique** et haplodiplophasique. Le **gamétophyte est prédominant** (c'est la tige feuillée qui est l'haplophase) par rapport au sporophyte réduit en taille et en longévité ; c'est le sporogone qui représente la diplophase. Le sporophyte vit en parasite du gamétophyte femelle.

8.3 CARACTÈRES ÉCOLOGIQUES FONDAMENTAUX DES BRYOPHYTES

Ces végétaux sont inféodés à la présence d'eau. L'eau liquide présente dans leur milieu est indispensable à :

- leur cycle de reproduction (fécondation, germination des spores). Cela constitue une fragilité dans le cycle de végétaux aériens ;

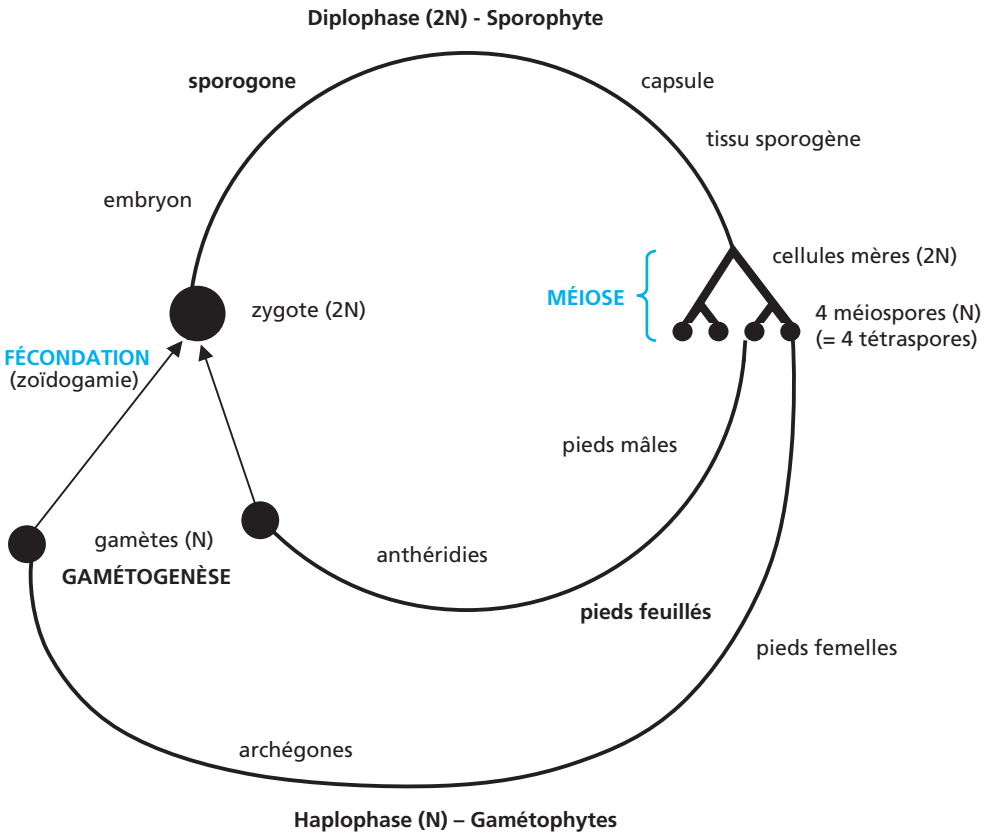


Figure TP8.10 Cycle de reproduction du polytric.

Il présente nettement une haplophase et une diplophase. La méiose et la fécondation sont séparées dans l'espace et dans le temps par une période d'activité végétative. Dans un tel cycle, la sporogenèse et la gamétogenèse sont séparées (gamétogenèse améiotique). La diplophase issue du zygote est productrice de méiospores ; l'haplophase issue des méiospores est productrice de gamètes.

- leur physiologie (absorption par la surface foliaire dépourvue de cutine), mais son absence temporaire est facilement supportée grâce aux capacités de déshydratation avec possibilités d'anhydrobiose et de reviviscence (stratégie poïkilohydre) ;

Leurs exigences écologiques (nécessité d'une forte humidité atmosphérique et pluviosité) associées à une forte résistance aux écarts de température et températures extrêmes les font occuper des niches écologiques telles que :

- les lieux humides et ombragés (sols forestiers) ;
- les lieux où la présence de l'eau est aléatoire (murs, rochers, gouttières).

Ce sont des **végétaux pionniers** : ils colonisent très rapidement de nouveaux sites grâce à leurs spores apportées par le vent et grâce à leur multiplication asexuée très efficace par simple rupture. En outre, ils retiennent l'humidité de l'air par condensation sur leurs feuilles, l'excès d'humidité du sol, ralentissent l'évaporation et le dessèchement. Par ailleurs, leurs besoins en sels minéraux sont modestes en corrélation avec leur faible croissance. Ils participent avec les lichens à la formation de l'humus. Dans leurs touffes sont retenus débris et poussières qui s'ajoutent à l'humus. Ils précèdent les végétaux vasculaires dans la colonisation des milieux.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

8.4 IDENTIFICATION DE QUELQUES BRYOPHYTES

On peut distinguer aisément les mousses des sphaignes. Chez les premières, le sporogone présente une soie très développée alors qu'elle est très réduite chez les sphaignes, plantes de tourbières.
Au sein des mousses, on peut identifier :

- des espèces **acrocarpes** (sporogone porté au sommet de la tige)
  – genre *Bartramia* à capsule globuleuse,
  – genre *Funaria* à capsule non anguleuse,
  – genre *Polytricum* à capsule anguleuse,
  – genre *Mnium* à capsule allongée, tige peu ou pas ramifiée et feuilles au bord ondulé,
  – genre *Bryum* à capsule allongée, tige peu ramifiée, courte et feuilles aigues,
  – genre *Leucobryum* formant des touffes compactes de couleur vert blanchâtre
- des espèces **pleurocarpes** (sporogone porté latéralement par la tige)
  – genre *Hypnum* à tige très ramifiée,
  – genre *Thuidium* à tige trois fois pennée.

8.5 POSITION PHYLOGÉNÉTIQUE DES BRYOPHYTES

Voir chapitre 1

Les bryophytes (mousses et sphaignes) sont des :

- **embryophytes** ou **archégoniates** : le zygote germe et forme un embryon, les organes sexuels sont des **gamétanges** et en particulier, le gamétange femelle est un **archégone** ; enfin, les méiospores – à paroi imprégnée de sporopollénine – sont produites et contenues dans des **sporanges** (capsule du sporogone) ;
- **stomatophytes** : présence d'un épiderme à stomates (urne chez le polytric, gamétophyte chez la Funaire) ;
- **hémitrachéophytes** : ils ne présentent ni lignine ni xylème. Ils ne portent qu'un seul sporange.

Les filicophytes

TP 9

Plan

9.1 Appareil végétatif
9.2 Structures intervenant dans la reproduction sexuée
9.3 Diversité des filicophytes

Objectifs

- Organisation morphologique et anatomique du pied feuillé.
- Observation des structures intervenant dans la reproduction sexuée.
- Replacer les différentes structures observées dans un cycle de développement.
- Détermination de Filicophytes courantes.

Introduction

Ce groupe n'est plus, dans la nature actuelle, qu'un reste appauvri d'un ensemble beaucoup plus vaste qui formait, en particulier, la forêt houillère il y a 300 millions d'années. Par forêt houillère, on désigne les premières forêts importantes qui ont couvert les continents au Carbonifère et ont donné de nombreux gisements de charbons. Les filicophytes regroupent ce que l'on appelle les fougères, généralement des plantes herbacées mais aussi des arbustes, les fougères arborescentes, présentes en milieu tropical.
Comme le programme le propose, on s'appuiera sur l'étude du **Polypode vulgaire** (*Polypodium vulgare*). C'est une fougère commune dans les sous-bois, à la base des troncs et sur les vieux murs. On se reportera au chapitre 5 qui décrit la reproduction du Polypode.

9.1 APPAREIL VÉGÉTATIF

9.1.1 Morphologie : un cormus avec rhizome et fronde

a) Partie aérienne

Il s'agit d'une **feuille simple** (figure TP9.1), à limbe découpé en lobes et non d'une tige comme le montrent les lobes en continuité au niveau du rachis, l'absence de bourgeon et le pétiole qui présente une symétrie bilatérale caractéristique.
Les jeunes feuilles sont enroulées en **crosse**. On emploie le terme de **fronde** pour désigner la feuille car la croissance du limbe se prolonge plus ou moins longtemps après l'étalement du limbe, contrairement aux Spermatophytes.

b) Partie souterraine

L'axe horizontal ramifié est un **rhizome** (figure TP9.1 et photos 1 et 2, cahier couleur p. 23) car il porte directement les feuilles aériennes (et les cicatrices des anciennes feuilles). Il est recouvert d'écailles brunes, formées d'une seule assise de cellules mortes, qui correspondent à des feuilles atrophiées. On note la présence d'une assise de cellules chlorophylliennes dans les parties jeunes du rhizome et la présence de bourgeons où est localisé un point végétatif assurant la croissance de l'organe. Les **racines adventives**, souvent ramifiées de façon dichotomique, possèdent une assise pilifère et une coiffe.
Le polypode présente donc un cormus c'est-à-dire un appareil végétatif avec une tige, des feuilles et des racines, comme la plupart des plantes terrestres.

9.1.2 Anatomie : une trachéophyte

Pour des révisions concernant l'histologie végétale, voir le TP13 de l'ouvrage de 1re année.

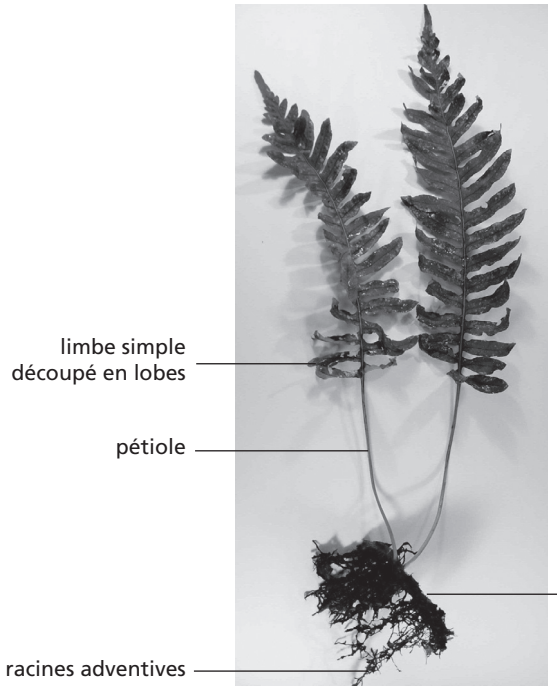


Figure TP9.1
Morphologie du Polypode.
(photo N. Touron)

a) Rhizome

Observé au microscope optique, sous l'épiderme chlorophyllien que l'on trouve dans les parties jeunes, il y a un **parenchyme cortical** homogène à parois cellulosiques épaisses contenant des grains d'amidon (donc un parenchyme de réserve). Une couronne de cordons vasculaires, chacun regroupant les tissus conducteurs, encadre une moelle centrale (figure TP9.2).

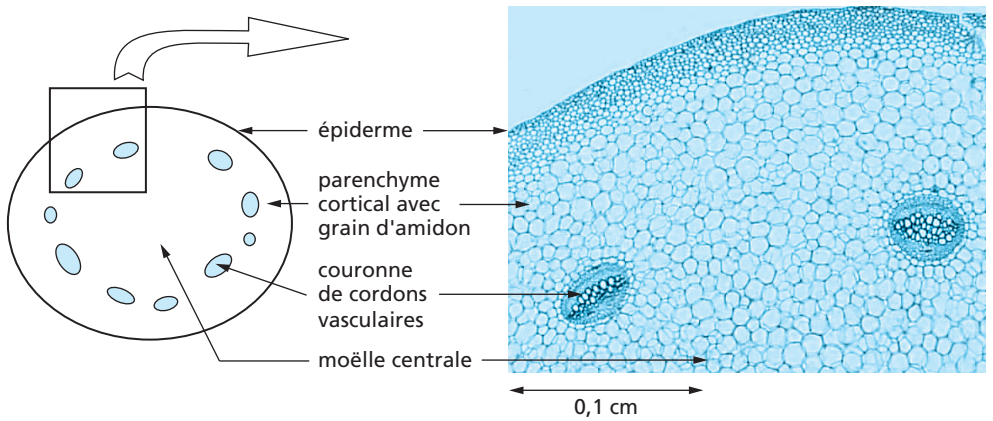


Figure TP9.2 Coupe transversale de rhizome (MO x 40).

b) Cordon vasculaire

En passant au grossissement supérieur, chaque cordon vasculaire est organisé de la même manière (figure TP9.3 et photo 4, cahier couleur p. 22). Un **endoderme** le limite : il est constitué par une assise de cellules dont les parois radiales sont subérifiées et lignifiées. Un **péricycle**, formé par une ou deux couches de cellules, encadre les **tissus conducteurs**. Le **phloème** forme un anneau complet autour du xylème ; il est formé de tubes criblés et de cellules compa-

gnes. Le **xylème** dessine une ellipse aux foyers de laquelle on distingue le protoxylème. Les trachéides du protoxylème sont de type annelé, puis spiralé comme chez tous les végétaux vasculaires. Celles du métaxylème, plus larges, présentent des épaississements ligneux selon les arêtes et des lignes parallèles, perpendiculaires à l'axe de la trachéide : on les appelle **trachéides scalariformes** (figure TP9.4 et photo 2, cahier couleur p. 22). Il n'y a pas de vaisseaux ni de formations secondaires.

L'ensemble des cordons forme une colonne ou stèle se raccordant et se ramifiant en réseau : c'est une **dictyostèle** (du grec *dictyos* signifiant réseau).

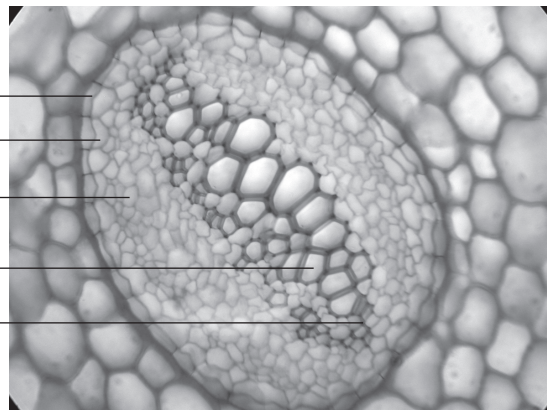


Figure TP9.3
Un cordon vasculaire (MO x 400).

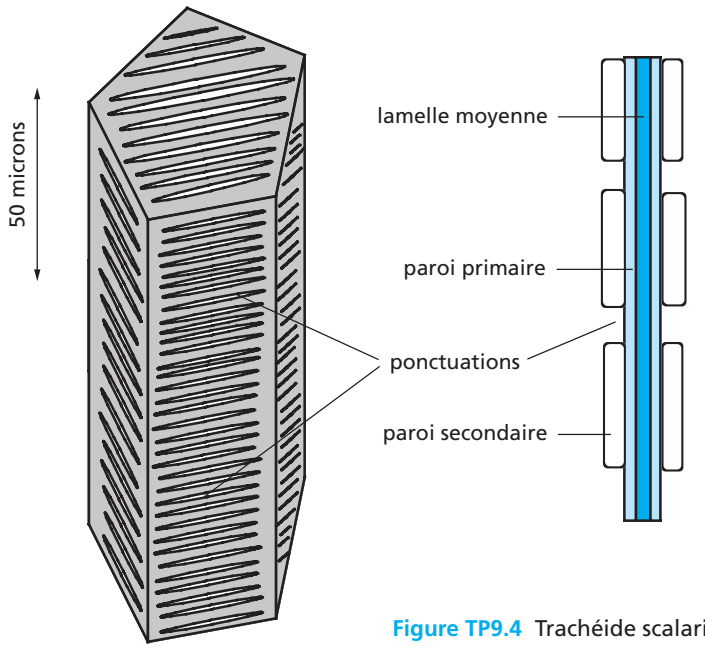


Figure TP9.4 Trachéide scalariforme.

c) Anatomie des autres organes

Les racines : elles présentent un seul cordon vasculaire central (photo 3, cahier couleur p. 22).

Le pétiole : sous l'épiderme, il y a un anneau de sclérenchyme. À la base du pétiole s'observent deux cordons vasculaires supérieurs (ou ventraux) bien distincts, ils tendent à se rejoindre et à s'accoler l'un à l'autre dans le plan de symétrie à la partie supérieure du pétiole. Un cordon vasculaire inférieur (ou dorsal) est situé dans le plan de symétrie (photo 4, cahier couleur p. 22).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Le limbe : limité par 2 épidermes chlorophylliens, à cuticule mince et à stomates, il comprend un parenchyme chlorophyllien lacuneux. Chaque nervure latérale correspond à un cordon vasculaire.
La différenciation cellulaire est donc importante et la présence de trachéides en particulier permet de classer les filicophytes dans les trachéophytes. La différenciation de vraies feuilles, contrairement aux bryophytes, permet de classer plus précisément les filicophytes parmi les **euphyllophytes** (plantes à vraies feuilles). Ce taxon englobe aussi les plantes à graines (Spermatophytes).

9.2 STRUCTURES INTERVENANT DANS LA REPRODUCTION SEXUÉE

9.2.1 La plante feuillée est un sporophyte

Dans un cycle de reproduction, deux événements importants permettent de se repérer : la **fécondation** par fusion des gamètes et la méiose. La **méiose** se déroule sur le pied feuillé.

a) Sporanges

À la face inférieure des lobes de certaines feuilles (photo 5, cahier couleur p. 22), on note la présence d'amas circulaires de sporanges ou **sores** (du grec *soros* signifiant tas) d'abord vert puis jaune orangé. En prélevant à la pince fine quelques sporanges d'un sore, on les observe au microscope. La paroi d'un sporange (figure TP9.5) est formée d'une seule assise de cellules à paroi pecto-cellulosique et présente une rangée méridienne de cellules en saillie dont les parois internes et latérales sont lignifiées : c'est **l'assise mécanique**. Chaque sporange est porté par un pédicelle pluricellulaire.

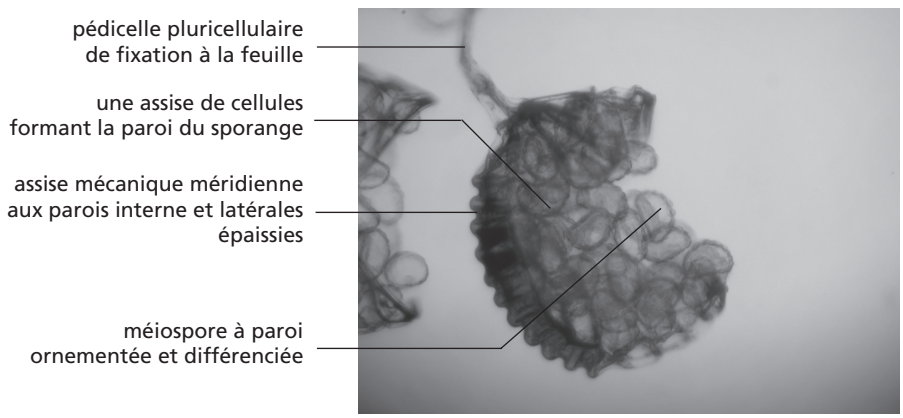


Figure TP9.5 Un sporange MO x 400.
Se reporter aussi chapitre 5 aux figures 5.2a, b, et e.

Lorsque le sporange est mûr et que l'air est sec, l'évaporation déforme la face externe de l'assise mécanique et entraîne la rupture de la paroi. L'anneau se retourne brusquement en arrière, provoquant l'expulsion des méiospores (§ 9.2.1b). Si l'évaporation continue, il vient un moment où la cohésion de l'eau est rompue et de l'air entre dans les cellules : l'anneau reprend sa forme initiale en faisant basculer le sommet du sporange qui se vide des dernières spores qu'il pouvait contenir.
Ainsi les méiospores sont produites par un organe dont la paroi est formée de cellules et non à l'intérieur de cellules-mères : c'est pour cela que cet organe est qualifié de sporange (*ange* en grec signifie vase, outre). L'organisme porteur des sporanges est qualifié de sporophyte.

b) Méiospores

Voir chapitre 5, figures 5.2c et d

L'observation du contenu des sporanges montre des cellules en forme de rein : les méiospores. Elles sont issues de seize cellules-mères de spores : chacune subit ensuite une méiose. On obtient ainsi 64 cellules haploïdes, d'abord groupées en tétrades (d'où le nom de tétraspore donné aussi à la méiospore). Chacune se différencie en méiospore. Jaunâtres, réniformes, à surface ornementée, elles mesurent 25 µm de long. C'est une cellule à paroi différenciée : la **paroi externe ou exine** est formée de sporopollénine, la **paroi interne ou intine** est cellulosique.

Le cytoplasme d'une méiospore est déshydraté et son métabolisme réduit. Grâce à son enveloppe imperméable, elle peut être disséminée en milieu aérien ; elle peut attendre, en vie ralentie, des conditions favorables à sa germination. Les spores du polypode sont donc des **formes de dissémination et d'attente**.

9.2.2 Le prothalle est un gamétophyte

Lorsque les conditions sont favorables (air tiède, bonne humidité), la méiospore forme un filament chlorophyllien qui s'allonge par division de la cellule terminale.

a) Prothalle

De la germination de la méiospore est issue une **lamelle verte** qui s'édifie par divisions latérales des cellules. Inférieurement, de nombreux rhizoïdes (on appelle ainsi des filaments cellulaires sans différenciation) incolores s'enfoncent dans le sol. L'organisme cordiforme ainsi formé est centimétrique ; monté dans une goutte d'eau entre lame et lamelle, on obtient la figure TP9.6 et photo 6, cahier couleur p. 22.

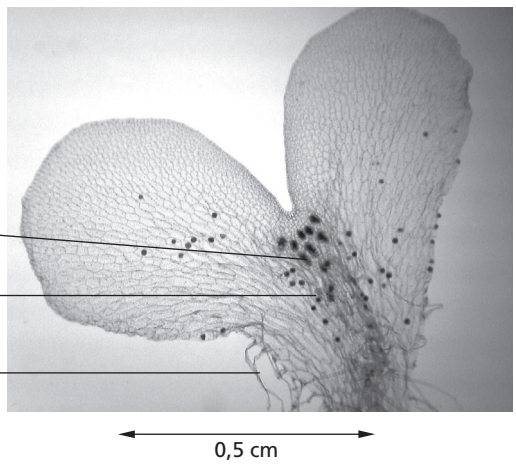


Figure TP9.6 Un prothalle.
Le prothalle porte de petites structures à l'origine des gamètes. Se reporter aussi chapitre 5, figure 5.3a.

b) Anthéridies : des gamétanges mâles

L'observation au fort grossissement, à la face inférieure, près de la pointe du prothalle permet de voir des **anthéridies**. Chacune de forme sphérique mesure 1/10 mm de diamètre. La paroi est formée de quatre cellules : une cellule socle, deux cellules annulaires et une cellule couvercle (figure TP9.7 et photo 7, cahier couleur p. 22). Au centre, se trouve un massif de trente deux cellules spermatogènes (cinq mitoses à partir d'une cellule-mère).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Chaque anthéridie est donc un organe producteur de gamètes mâles : un gamétange mâle (comme pour le sporange, on utilise la racine *ange* car il s'agit d'une structure dont la paroi est formée de cellules).

Chaque cellule spermatogène se différencie en **spermatozoïde**. À maturité, l'eau fait éclater l'anthéridie : la cellule couvercle laisse les spermatozoïdes sortir. Ils nagent activement grâce à leurs nombreux flagelles.

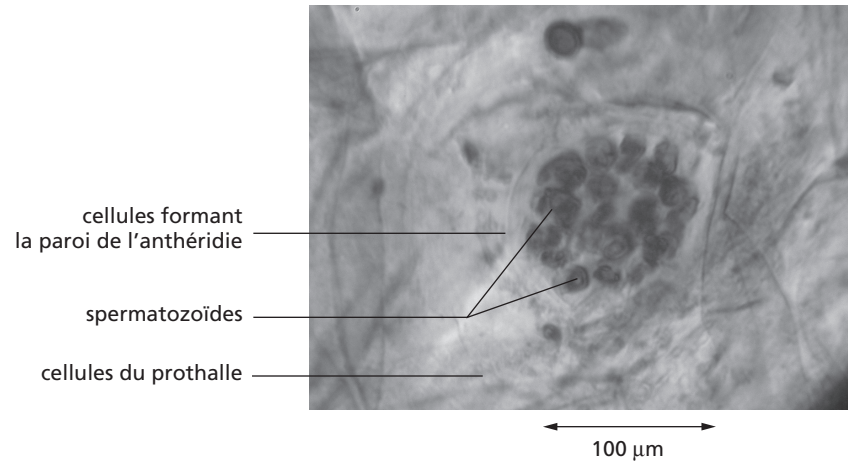


Figure TP9.7 Une anthéridie.

c) Archégones : des gamétanges femelles

Voir chapitre 5, figure 5.2d

Près de l'échancrure du prothalle, les **archégones** se forment plus tard. Au fort grossissement, le col (formé de quatre files de cinq à sept cellules) fait saillie à la face inférieure du prothalle et se repère souvent par une structure en croix. Sur la figure TP9.8 et la photo 8, cahier couleur p. 22, les cols de plusieurs archégones sont vus de profil, dans leur allongement. Le ventre est mal différencié. Un seul gamète femelle, l'**oosphère,** est situé à la base du col (masse volumineuse à la base de l'archégone). L'archégone est un organe producteur du gamète femelle : c'est un gamétange femelle.

Voir « le cycle de reproduction » chapitre 5, figure 5.6

Un seul zygote se développe normalement par prothalle (suite à la fécondation). Parmi les prothalles, certains portent déjà le jeune sporophyte avec sa première feuille.

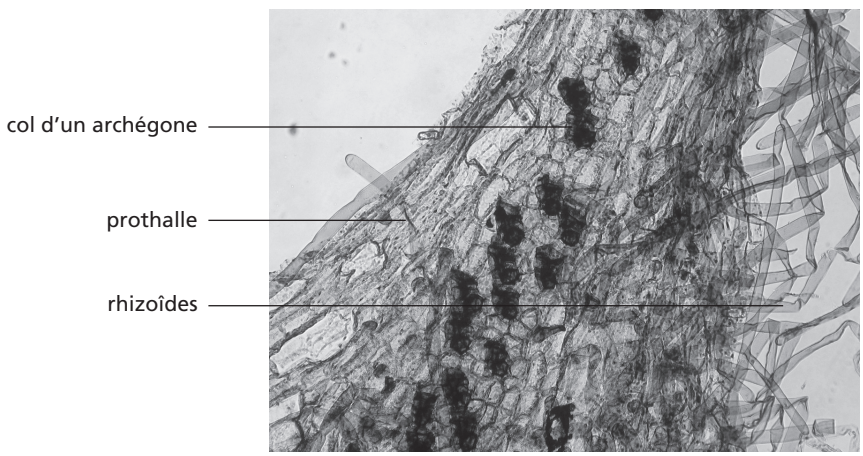


Figure TP9.8 Archégones dans la zone à rhizoïdes du prothalle.

9.3 DIVERSITÉ DES FILICOPHYTES

Les filicophytes sont représentées par à peine 10 000 espèces dans le monde alors que les angiospermes, elles, en comptent plus de 250 000. Les filicophytes sont très diversifiées sous les climats tropicaux mais, en Europe occidentale, il n'y en a qu'une centaine d'espèces (photos cahier couleur p. 23). Pour déterminer une espèce, plusieurs critères sont utilisés.

9.3.1 Limbe de la feuille

Le limbe est plus ou moins divisé. La scolopendre (photo 3, cahier couleur p. 23) présente un limbe entier, le polypode un limbe segmenté (lobé). Le limbe est dit une fois divisé lorsqu'il s'interrompt au niveau de la nervure principale comme la fougère mâle (*Dryopteris filix-mas,* photo 4, cahier couleur p. 23). Il est dit deux fois divisé lorsqu'il s'interrompt au niveau des nervures secondaires comme la fougère femelle (*Athyrium filix-femina*, espèce différente de la fougère mâle !) (figure TP9.9). Et l'on observe des divisions d'ordre supérieur chez la fougère aigle par exemple.



Figure TP9.9 Photo d'un exemple de fougère à limbe divisé.

9.3.2 Sores et indusies

Chez le polypode, les sores forment des amas sphériques (figure TP9.10). La forme et la position des sores selon les espèces sont très variables. Ils peuvent être allongés transversalement sur le limbe ou être au contraire longitudinaux, marginaux ou centraux. Parfois les sporanges sont sur des feuilles fertiles à côté de feuilles stériles (exemple, *Blechnum spicant*).

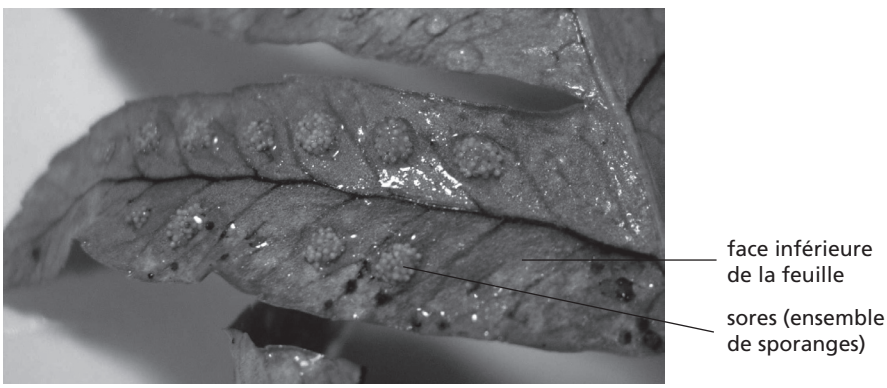


Figure TP9.10 Photo de sores de polypode. *(photo N. Touron)*
La face inférieure des lobes de frondes présente des amas de sporanges appelés sores.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Les sores peuvent être masqués par une fine membrane nommée indusie : sa présence ou son absence, son aspect sont des critères importants pour la détermination (figure TP9.11).

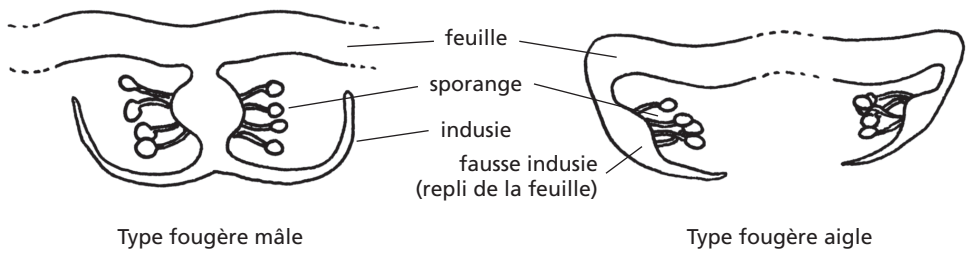


Figure TP9.11 Les indusies.

9.3.3 Autres critères

D'autres critères moins aisés à l'observation sont utilisés comme l'anatomie du pétiole, en particulier le nombre de faisceaux vasculaires. La morphologie des spores est aussi utilisée, de même que les poils ou les écailles du rhizome ou de la base du pétiole.

Les **filicophytes** font partie de la **lignée verte** et plus précisément des **chlorobiontes** (chapitre 1). La séparation des cellules-filles à la fin de la mitose se fait par l'intermédiaire d'un phragmoplaste qui ménage des communications entre les cellules-filles appelées plasmodesmes. Ces caractéristiques associées à la présence de parenchymes d'archégones et d'anthéridies isolent, au sein des chlorobiontes, le taxon des **embryophytes.** Il regroupe les plantes terrestres autrefois qualifiées d'archégoniates (présence d'archégones) ou de cormophytes (présence de cormus). La présence de stomates, de tissus conducteurs avec des trachéides lignifiées et de vraies feuilles réunit les spermatophytes et les filicophytes dans les **euphyllophytes**. Les filicophytes disséminent des méiospores alors que les spermatophytes disséminent des graines (incluses ou non dans un fruit).

Les pinophytes

TP 10

Plan

10.1 Structure d'une tige feuillée de pinophyte
10.2 Reproduction : étude de rameaux fertiles de pin sylvestre
10.3 Le cycle de reproduction de *Pinus sylvestris*
10.4 Identification de quelques pinophytes
10.5 Position phylogénétique des pinophytes

Objectifs

- Connaître la morphologie et l'anatomie d'une tige de pinophyte.
- Disséquer et analyser des cônes de pinophytes.
- Disséquer et analyser une graine de pinophyte.

Introduction

Les pinophytes ou conifères sont représentées par les pins, épicéas, sapins, cyprès, cèdres, thuyas… Nous allons voir que ces plantes sont des spermatophytes (« plantes à graines ») et leurs organes sexuels sont rassemblés dans des structures de forme conique.
C'est à travers l'exemple du pin sylvestre que nous allons étudier ces végétaux.

10.1 STRUCTURE D'UNE TIGE FEUILLÉE DE PINOPHYTE

10.1.1 Morphologie : tige et aiguilles de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*)

La majorité des conifères est de type **arbre** avec :

- le **tronc** : tige principale ligneuse, épaisse, édifiée sans ramifications pendant plusieurs années ;
- le **houppier** (ensemble des branches et des rameaux) en boule ou conique ;
- son **rhytidome** rougeâtre ;
- un **appareil radiculaire mixte** (racines superficielles et pivot ramifié en profondeur).

Observez à l'œil nu un rameau de pin sylvestre ; arrachez un couple d'aiguilles et observez leurs bases insérées côte à côte.
Chez le pin sylvestre, on distingue deux sortes de pousses (figure TP10.1 et photo 1, cahier couleur p. 24) :

- les « **pousses longues** » à entre-nœuds bien nets et feuilles réduites à l'état d'écailles brunes,
- les « **pousses courtes** », petits rameaux axillaires se terminant par deux feuilles allongées, étroites appelées **aiguilles**. Chez le pin sylvestre, les aiguilles de 4 à 10 cm de long, piquantes sont tordues sur elles-mêmes.

Le pin sylvestre est un arbre à « **feuillage persistant** » : la sénescence foliaire n'est pas synchronisée. Les aiguilles vivent de 3 à 4 ans et meurent par paires. Elles tombent avec la « pousse courte » qui les porte grâce au fonctionnement d'une assise d'abscission située à la base de cette « pousse courte ». Ainsi, le renouvellement bien réel du feuillage passe inaperçu. La persistance du feuillage est un trait majeur chez les pinophytes. Cependant certains représentants comme les mélèzes sont caducifoliés.

10.1.2 Histologie des pinophytes

Les pinophytes sont des végétaux vasculaires typiques avec des méristèmes dont l'activité permet la mise en place de tissus spécialisés :

- méristèmes primaires terminaux des racines et des tiges ;

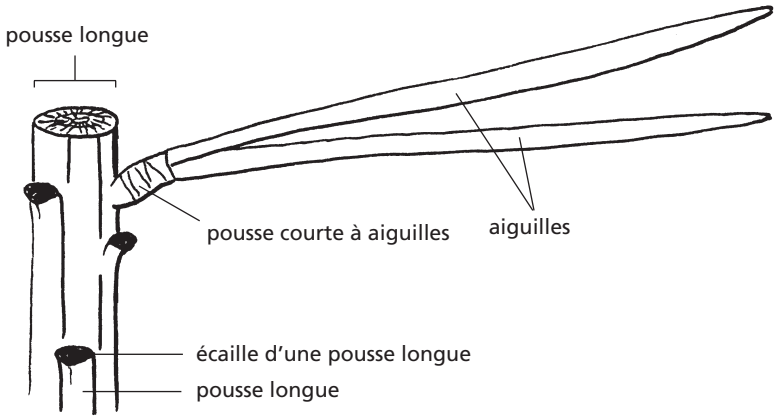


Figure TP10.1 Rameau à pousse longue et pousse courte chez le pin.

- méristèmes secondaires typiques. Le **cambium** (ou AGLL, assise génératrice libéro-ligneuse) est à l'origine du bois (xylème secondaire) et du liber (phloème secondaire). Le **phellogène** (ou AGSP, assise génératrice subéro-phellodermique) est à l'origine du suber (liège) et du phelloderme (un parenchyme secondaire).

a) Trachéides aréolées (photo 2, cahier couleur p. 24)

Les **trachéides aréolées** (figure TP10.2a) sont les éléments conducteurs caractéristiques du métaxylème et du bois des conifères. En périphérie d'une ponctuation aréolée, on observe sur coupe (figure TP10.2b) le soulèvement de la paroi secondaire lignifiée. Au centre de la ponctuation, la paroi primaire cellulosique (ou diaphragme) est épaissie (torus). Le torus permet d'isoler une trachéide fonctionnelle de sa voisine lorsque celle-ci devient non fonctionnelle suite à une embolie : dans la trachéide fonctionnelle, la sève brute est sous tension, ce qui crée une dépression aspirant la paroi primaire de sorte que le torus bouche la ponctuation et empêche la propagation de l'embolie.

Voir chapitre 3, § 3.3.1b

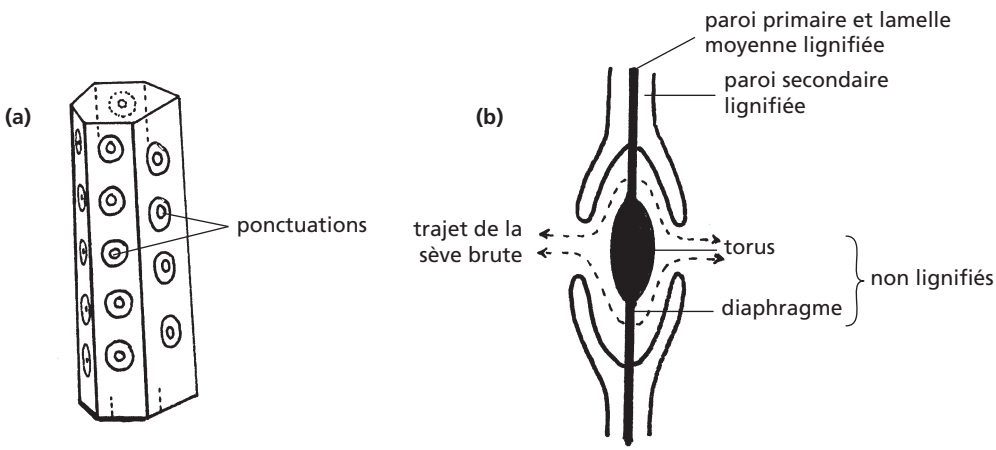


Figure TP10.2 Trachéide aréolée.
(a) bloc diagramme ; **(b)** coupe au niveau d'une ponctuation.

Vue de face, une ponctuation aréolée présente un anneau sombre autour de la ponctuation centrale : il correspond à la paroi secondaire soulevée. Les trachéides aréolées sont facilement identifiables sur des coupes histologiques longitudinales radiales de bois.

b) Bois des Pinophytes (photos 3, 4 et 5, cahier couleur p. 24)

Voir *Biologie 1re année*, TP13, figure 13.3

Le bois des **angiospermes** comporte des vaisseaux parfaits (trachées), des fibres, du parenchyme ligneux horizontal (rayons ligneux ou rayons médullaires à disposition radiale) et du parenchyme ligneux longitudinal (ou vertical) parallèle aux fibres et vaisseaux. Ce bois à fibres et à vaissaeaux est dit **hétéroxylé**.

Observez au microscope des préparations commerciales de bois de pin ou de sapin (coupe transversale et coupes longitudinales radiale et tangentielle).

Chez les **conifères**, le bois (figure TP10.3a) est plus simple, plus homogène que chez les Angiospermes. Il ne comporte pas de fibres mais uniquement des trachéides aréolées et du parenchyme horizontal (à rayons ligneux unisériés) et longitudinal (dispersé parmi les trachéides). Ce bois est dit **homoxylé**. Il présente, comme le bois hétéroxylé, des cernes dûs à l'activité rythmique du cambium avec :

- bois initial ou bois de printemps à larges trachéides (figure TP10.3b) ;
- bois final ou bois d'automne à trachéides étroites aux parois plus épaisses et aux ponctuations réduites.

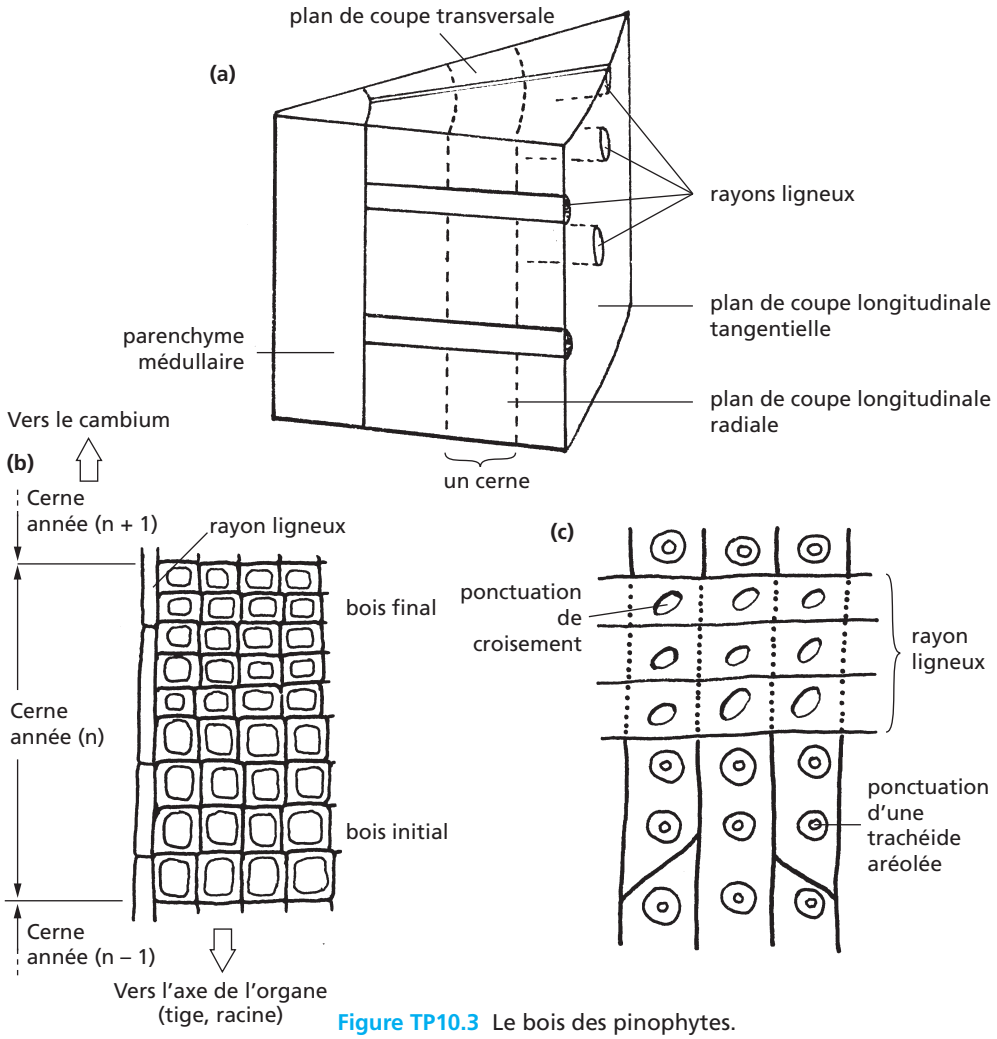


Figure TP10.3 Le bois des pinophytes.

(a) bloc diagramme et plans de coupe ; **(b)** coupe transversale ; **(c)** coupe longitudinale radiale.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Observez au fort grossissement du microscope des préparations commerciales de bois de pin ou de sapin (coupes longitudinales radiales et tangentielles).
Les trachéides du bois ont un double rôle :

- conduction de la sève brute dont l'efficacité est atténuée par leur disposition en chicane ;
- soutien (ce sont les seuls éléments lignifiés assurant une rigidité au bois).

Les échanges entre les trachéides du bois et les cellules adjacentes sont favorisés par les ponctuations établies au contact du parenchyme ligneux des rayons médullaires (ponctuations de croisement figure TP10.3c).

c) Canaux résinifères (photo 2, cahier couleur p. 25)

Les canaux résinifères (figure TP10.4) sont présents dans tous les organes (feuilles, tiges, racines).
Observez au microscope des préparations commerciales (coupes transversales) de bois ou d'aiguille. Les canaux résinifères sont des **poches sécrétrices** très allongées, tubuliformes, orientées selon l'axe de l'organe. En coupe transversale, ils ont l'aspect d'une cavité circulaire limitée par une ou deux assises de cellules protectrices à paroi épaisse.
Leur sécrétion est faite d'**essences** $(C_5H_8)_n$ et de **résines** (produits d'oxydation et de polymérisation de ces essences). La blessure d'un arbre conduit à l'épanchement du liquide avec dégagement des essences volatiles et dépôt des résines aboutissant à une cicatrisation.

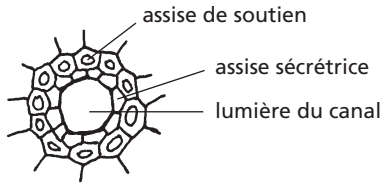


Figure TP10.4 Canal résinifère (coupe transversale).

10.1.3 Anatomie

a) Tige de Conifère (photos 6 et 7, cahier couleur p. 24)

Observez au microscope des préparations commerciales (coupes transversales figure TP10.5) de jeunes tiges de pin ou de sapin. Notez la **symétrie axiale** exprimée au niveau de :

- la structure primaire classique à xylème primaire et phloème primaire superposés, xylème primaire à différenciation centrifuge avec trachéides annelées et trachéides spiralées au protoxylème, trachéides aréolées au métaxylème ;
- la structure secondaire (présence d'un cambium et d'un phellogène). Autour de la moelle assez large (parenchyme médullaire hérité de la structure primaire) se dispose le bois homoxylé avec cernes et canaux résinifères. Chaque cerne est constitué de bois initial clair et de bois final plus foncé. À l'extérieur du liber, le parenchyme cortical hérité de la structure primaire est également riche en canaux résinifères ; il est recouvert par les assises du phelloderme, du phellogène et du suber.

Comparaison avec la racine. Les structures secondaires de tige et de racine sont très proches. Cependant, comme chez les angiospermes le xylème primaire est à différenciation centripète. Mais il est souvent peu visible ; il faut le rechercher dans les espaces qui séparent les amas du pachyte discontinu. Lorsqu'il n'est pas discernable, il faut alors utiliser d'autres critères, moins "décisifs" comme la structure de la moelle. Le parenchyme médullaire, primaire, est large et bien net dans la tige. Il est peu apparent et difficile à distinguer dans la racine. Enfin, dans la racine, les cernes sont souvent peu marqués.

b) Feuille (aiguilles de pin, sapin, épicea), (photos 1 et 2, cahier couleur p. 25)

Observez au microscope des préparations commerciales d'aiguille de pin ou de sapin (coupe transversale, figure TP10.6).

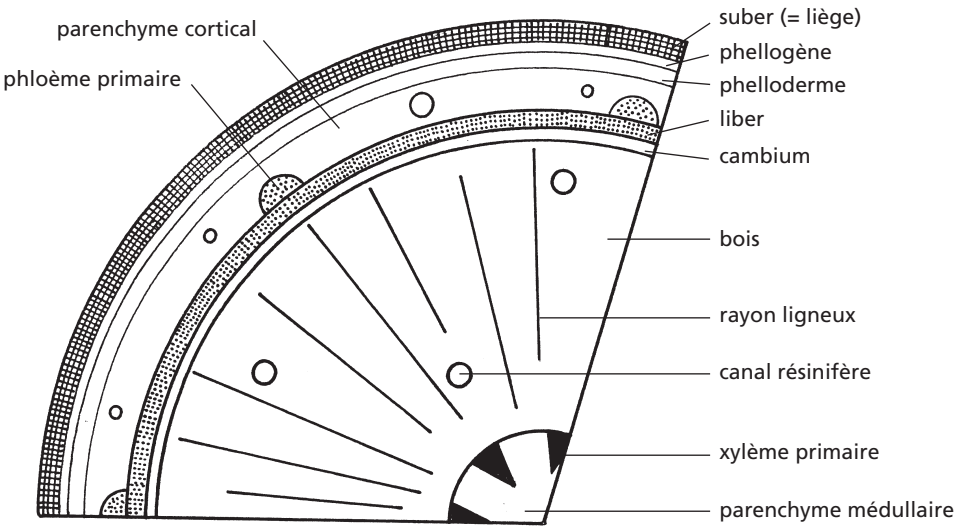


Figure TP10.5 Coupe transversale d'une jeune tige de pin.

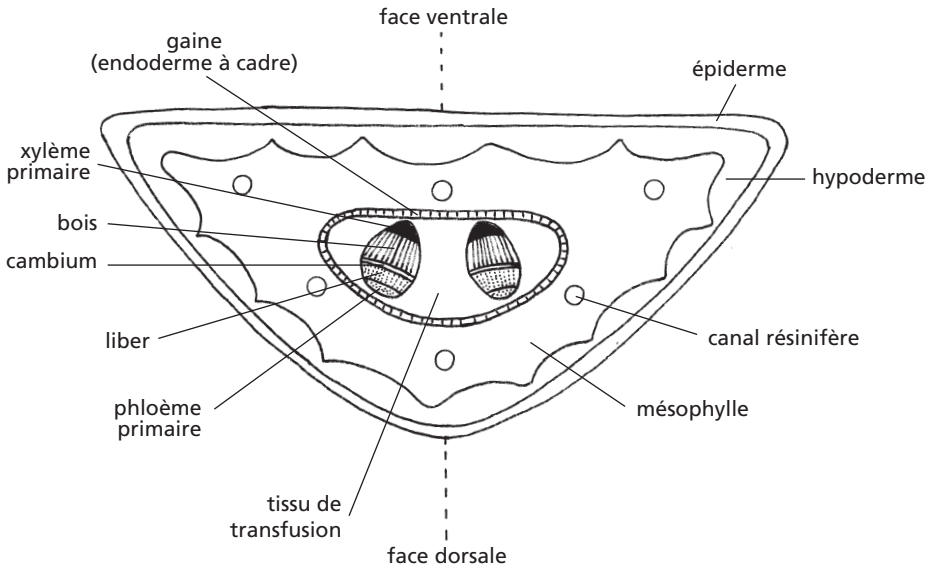


Figure TP10.6 Coupe transversale d'aiguille de pin.

➤ Vue d'ensemble

Notez la symétrie bilatérale et orientez la coupe (face dorsale convexe et face ventrale plane). De l'extérieur vers l'intérieur sont observables :

- l'épiderme : cellules à parois très épaisses lignifiées et cutinisées et à lumière cellulaire presque oblitérée ;
- un hypoderme (couche de cellules de type fibre à parois épaisses lignifiées) doublant l'épiderme. Les stomates sont enfouis en profondeur : à leur niveau, l'hypoderme est interrompu et les cellules stomatiques viennent au contact du mésophylle. Sur la face inférieure des aiguilles de sapin, les « puits » stomatiques sont alignés selon deux bandes blanches appelées « lignes stomatiques » ;

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

- le mésophylle : parenchyme chlorophyllien homogène (parenchyme « plissé » : la paroi cellulaire émet des replis vers l'intérieur de la cellule) avec canaux résinifères ;
- deux amas libéro-ligneux dont le xylème est tourné vers la face ventrale et le phloème vers la face dorsale de l'aiguille. Ces structures conductrices sont situées à l'intérieur d'une gaine protectrice rappelant un endoderme (cellules aux parois latérales lignifiées). Entre la gaine et les deux faisceaux cribro-vasculaires existe un tissu de transfusion fait d'un mélange de cellules vivantes parenchymateuses, à paroi mince pectocellulosique, et de cellules mortes à paroi lignifiée épaisse dotée de ponctuations aréolées. Le **tissu de transfusion** joue le rôle de tissu conducteur auxiliaire et de tissu aquifère de réserve.

➤ Vue de détail

Aux moyen et fort grossissements du microscope, observez les stomates enfoncés dans l'épiderme et l'hypoderme, les canaux résinifères abondants et bien visibles dans le mésophylle (figure TP10.4).

➤ Des adaptations au milieu sec

L'étude histologique des aiguilles (épiderme cutinisé et sclérifié à stomates enfoncés, hypoderme lignifié, mésophylle réduit, tissu de transfusion, aiguille à surface foliaire réduite) montre que le pin est un végétal bien adapté aux milieux secs par la réduction de sa transpiration. À cela, il faut ajouter l'existence d'un appareil radiculaire mixte, superficiel et profond, qui lui permet de capter aussi bien les eaux de surface apportées par une simple averse que l'eau située plus en profondeur. Il s'agit d'un végétal **xérophyte** (adapté au déficit en eau) et **sclérophyte**. La présence abondante de lignine, substance hydrophobe, est un trait majeur de cette adaptation.

10.2 REPRODUCTION : ÉTUDE DE RAMEAUX FERTILES DE PIN SYLVESTRE

Le pin est un végétal monoïque : il est bisexué mais les organes reproducteurs mâles et les organes reproducteurs femelles sont portés par des rameaux différents. La reproduction du pin sylvestre s'étale sur trois années :

- mise en place des cônes et pollinisation anémophile la première année, début de croissance du tube pollinique ;
- la croissance du tube pollinique s'achève la seconde année et elle est suivie d'une fécondation simple de type siphonogamie (chez les sapins et les épicéas, la fécondation se produit dès la première année) ;
- les graines sont achevées et disséminées au printemps de la troisième année.

10.2.1 Cônes mâles (photos 3 et 4, cahier couleur p. 25)

Les cônes mâles apparaissent à la base des rameaux de l'année, groupés en épi (figure TP10.7a). Chaque cône mâle (figure TP10.7b) est constitué par un axe porteur de bractées (à sa base) et d'écailles dites écailles staminales ; chaque écaille staminale (figure TP10.7c) porte deux sacs polliniques sur sa face inférieure. Dans les sacs polliniques, de nombreuses cellules mères (2N) effectuent une méiose et forment chacune quatre microspores haploïdes. Chacune de ces **microspores** forme par mitoses post-méiotiques un grain de pollen.

Prélevez une écaille et observez-la à la loupe binoculaire. Au microscope, observez des préparations commerciales de cônes ♂ (coupes transversale et longitudinale) et de pollen.

Les grains de **pollen** (figure TP10.7d et photo 5, cahier couleur p. 25) sont libérés par déhiscence. Ils sont pourvus de deux ballonnets aérifères favorisant l'**anémophilie**. Comme chez les angiospermes, le grain de pollen formera un tube pollinique et apportera deux gamètes mâles mais un seul participera à la fécondation (fécondation simple). Le grain de pollen a donc valeur de gamétophyte mâle. Le sac pollinique a valeur de **microsporange**.

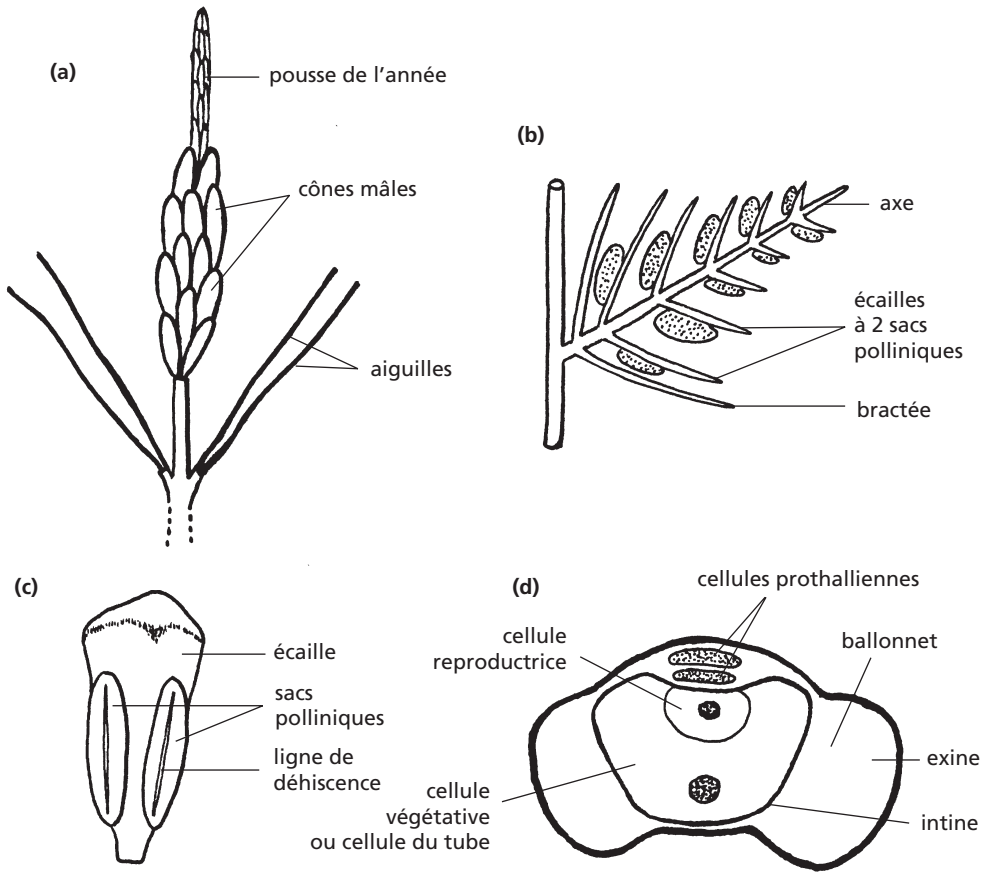


Figure TP10.7 Cônes mâles de pin.
(a) épi de cônes mâles à la base d'une pousse de l'année ; **(b)** cône mâle en coupe longitudinale ; **(c)** écaille vue par sa face inférieure ; **(d)** grain de pollen.

10.2.2 Cônes femelles (photo 7, cahier couleur p. 25)

Observez des cônes ♀ à plusieurs stades.

a) Cônes de l'année

Les cônes femelles (figure TP10.8a) apparaissent au sommet des rameaux de l'année. Ils sont petits (de l'ordre du centimètre), rouges et leurs écailles sont légèrement écartées.

Disséquez un cône ♀ ; identifiez, prélevez et observez à la loupe binoculaire une écaille ovulifère. Chaque cône (figure TP10.8b) est constitué d'un axe porteur de couples « bractée-écaille ovulifère » (figure TP10.8c et d) avec 2 **ovules orthotropes** couchés sur l'écaille ovulifère. Le micropyle est tourné vers l'axe du cône.

Observez au microscope les préparations commerciales de cônes ♀ (CL) ; repérez les écailles ovulifères avec leurs ovules orthotropes.

L'ovule est constitué d'un tégument, d'un **nucelle** à cellules diploïdes (2N) contenant une cellule-mère (2N). La cellule-mère (2N) réalise une méiose et forme quatre macrospores haploïdes dont trois dégénèrent comme chez les angiospermes. La macrospore restante (ou mégaspore) forme par mitoses post-méiotiques un **endosperme** à cellules haploïdes (N) d'abord cœnocytique puis cellularisé. Cet endosperme a valeur de gamétophyte femelle ; deux archégones s'y formeront (photo 1, cahier couleur p. 26).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

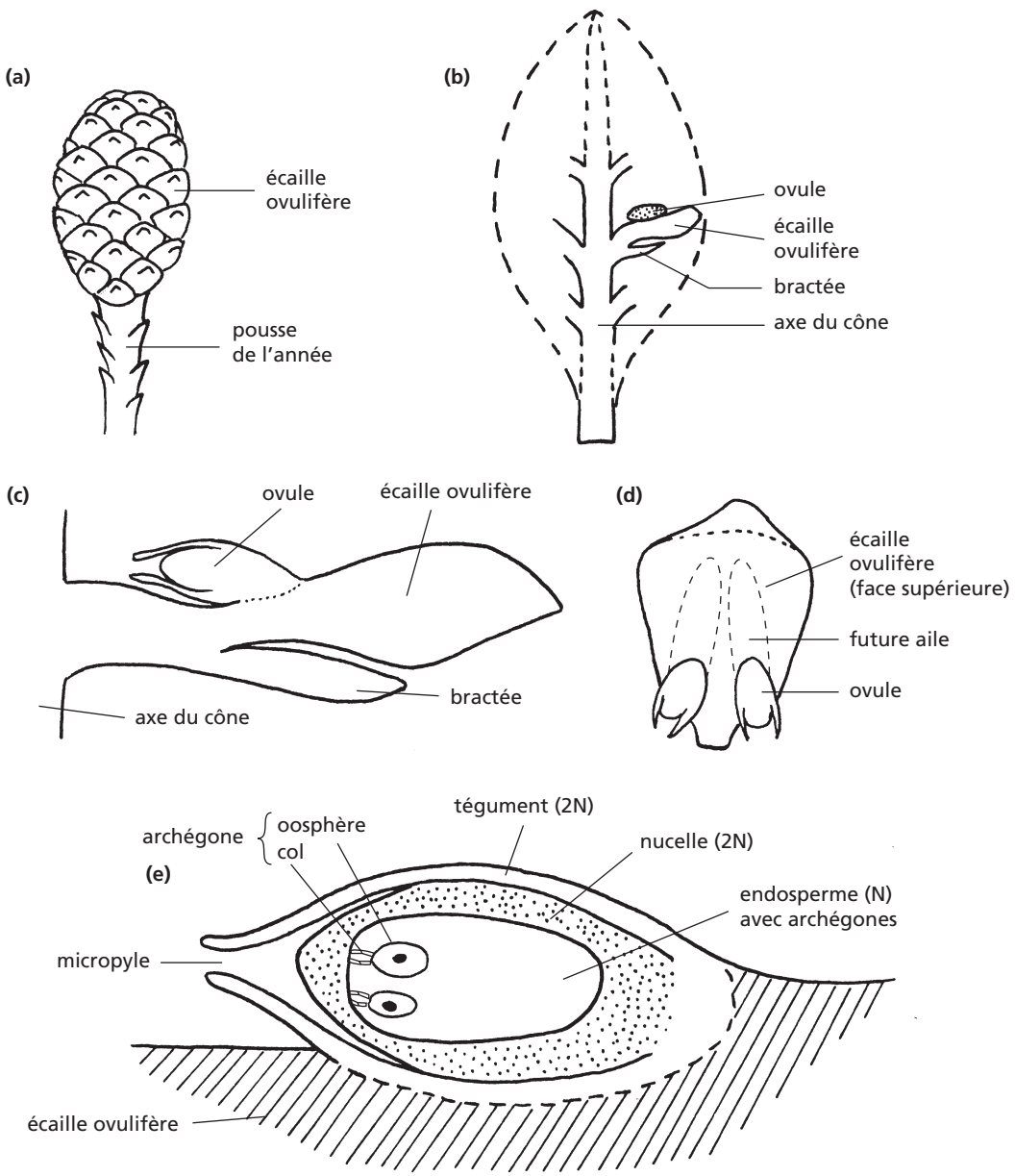


Figure TP10.8 Cône femelle de Pin.

(a) cône au sommet d'une pousse de l'année ; **(b)** cône femelle en coupe longitudinale ; **(c)** écaille ovulifère en coupe ; **(d)** ovules en place ; **(e)** ovule à maturité. Chaque archégone y est bien repérable par son oosphère volumineuse ; le col est réduit à 2 étages de cellules.

L'ovule des pinophytes est nu (*i.e.* non enclos dans un carpelle comme on l'a vu chez les angiospermes) ; il est donc directement accessible au pollen. Le grain de pollen déposé au niveau du micropyle germe et forme un tube pollinique qui progresse dans le nucelle en direction de l'endosperme. La fécondation (**siphonogamie simple**) ne surviendra qu'au printemps suivant quand les archégones seront différenciés. Bien que le tube pollinique apporte deux gamètes mâles et que l'ovule renferme deux archégones donc deux oosphères, un seul zygote se forme.

b) Cônes âgés d'un an

Ils sont plus gros (4 à 5 cm), chlorophylliens et leurs écailles sont serrées, jointives.
Observez au microscope les préparations commerciales de cônes ♀ (CL) ; retrouvez les écailles ovulifères avec leurs ovules orthotropes arrivés à maturité (figure TP10.8e). L'ovule montre – au sein du nucelle – l'endosperme (gamétophyte femelle) cellularisé dont les **archégones** sont situés du côté micropylaire. Chaque archégone est repérable par son **oosphère** volumineuse (100 µm de diamètre).

c) Cônes âgés de deux ans (« pomme de pin »), (photo 2, cahier couleur p. 26)

Ils sont bruns, lignifiés et leurs écailles sont écartées. Chaque écaille porte deux graines ailées à sa face supérieure (figure TP10.9a). On retrouve aisément la bractée en face opposée.

10.2.3 Étude de la graine ailée (pin sylvestre, pin parasol)

La dissection de la graine impose de casser le tégument dur et épais puis de le retirer. Observez (figure TP10.9b et photo 3, cahier couleur p. 26) sur une coupe longitudinale de graine :

- le **tégument** (ailé, lignifié, dur à casser) ;
- le **tissu de réserve** formé par l'endosperme blanc oléagineux ;
- l'**embryon** à nombreux cotylédons (plus de deux) logé dans l'endosperme.

Les graines sont disséminées par le vent (anémochorie) ; l'aile est faite d'une pellicule amincie détachée de l'écaille ovulifère.
Le pin sylvestre présente une germination épigée : l'allongement de l'hypocotyle porte les cotylédons au-dessus du sol. Le **feuillage primordial** est différent du feuillage caractéristique de l'arbre ; ces feuilles primordiales solitaires sont souples, aplaties, plus larges que les aiguilles. Ultérieurement, l'appareil caulinaire se développe et les pousses courtes porteuses d'aiguilles apparaissent sur les pousses longues.

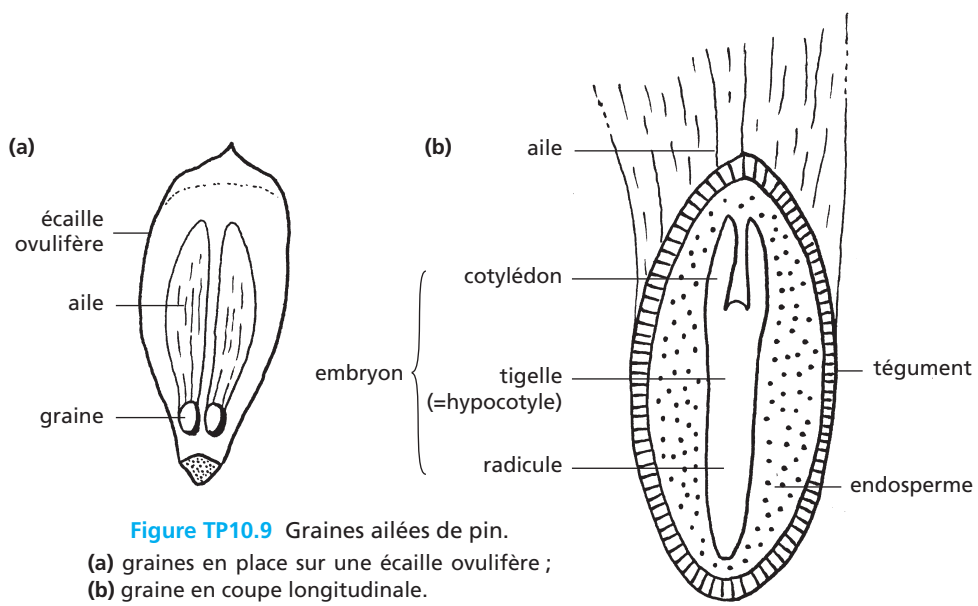


Figure TP10.9 Graines ailées de pin.
(a) graines en place sur une écaille ovulifère ;
(b) graine en coupe longitudinale.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

10.3 CYCLE DE REPRODUCTION DE *PINUS SYLVESTRIS*

C'est un cycle digénétique (figure TP10.10) dans lequel l'arbre est le **sporophyte** ; le grain de pollen et l'endosperme sont respectivement le **gamétophyte mâle** et le **gamétophyte femelle**. Le sporophyte – donc la diplophase – y est prépondérant comme chez les Filicophytes et les angiospermes. Dans ce cycle, le sac pollinique a valeur de **microsporange** alors que le nucelle a valeur de **macrosporange**. Comme chez les angiospermes, l'ovule apparaît comme un macrosporange tégumenté. La fécondation – simple – est une **siphonogamie** (adaptation au milieu terrestre aérien). La **graine** est constituée de trois générations emboîtées : l'**embryon** (sporophyte II) est inclus dans l'**endosperme** (gamétophyte femelle) et le tout est enveloppé dans le tégument (formation venant du sporophyte I).

Voir chapitre 4

Malgré de nombreux points communs avec les angiospermes, les pinophytes en diffèrent nettement. Leurs types biologiques sont restreints aux phanérophytes et chaméphytes. Leur appareil végétatif est uniquement de type ligneux et les bourgeons sont écailleux. Leur bois est homoxylé et ne comporte que des trachéides. Leur appareil reproducteur ne comporte pas de carpelle. Les pinophytes n'ont donc pas de fruits, la seule structure de dissémination étant la graine. De plus, l'absence de pistil n'autorise pas l'intervention de processus d'examen du pollen : les pinophytes ne présentent pas de processus d'auto-incompatibilité (voir § 8.2.3.d). L'autofécondation est largement possible, contrairement aux angiospermes. Cela peut expliquer leur faible diversité (600 espèces environ) par rapport à celle des angiospermes (250 000 espèces actuelles).

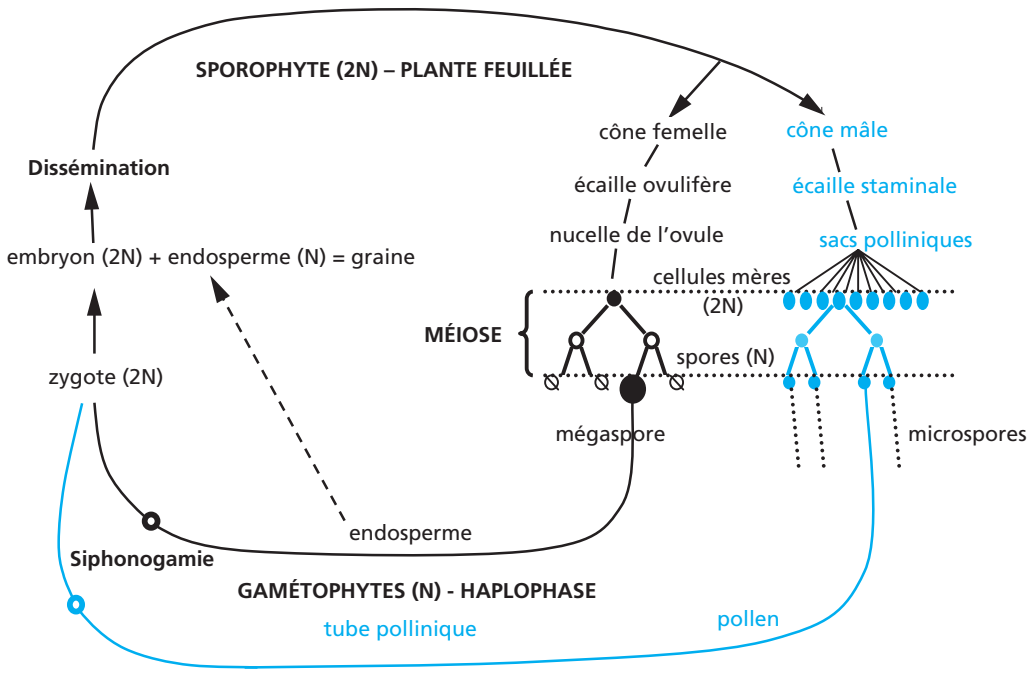


Figure TP10.10 Cycle de reproduction du pin sylvestre.

10.4 IDENTIFICATION DE QUELQUES CONIFÈRES

Quelques genres seulement sont abordés ici (photos 4, 5, 6, 7 et 8, cahier couleur p. 26).

- Sapin (genre *Abies*) : aiguilles plates (2 à 3 mm de large) insérées isolément portant deux lignes blanches en face inférieure (deux alignements de stomates) et disposées en deux peignes latéraux ; cônes dressés et coniques.

- Épicéa (genre *Picea*) : aiguilles de section arrondie (1 mm de large) insérées isolément tout autour de la tige (pas de lignes stomatiques blanches) ; cône pendant allongé et pointu.
- Mélèze (genre *Larix*) : aiguilles souples d'un vert soutenu groupées en bouquet. Feuillage caduc. Cône dressé, petit (3 à 4 cm) et écailles lâches.
- If (genre *Taxus*) : aiguilles alternes, fortement aplaties, vert sombre sur le dessus, vert plus clair au-dessous. Graine munie d'un arille rouge (NB – arille : expansion tégumentaire charnue proche du hile).
- Pin (genre *Pinus*) : aiguilles groupées par deux.
  - de 4 à 10 cm : Pin sylvestre (aiguilles tordues sur elles-mêmes, piquantes, tronc rougeâtre)
    Pin à crochet (aiguilles non tordues, rigides, vert foncé)
  - de 10 à 15 cm : Pin laricio (aiguilles souples non piquantes, vert bleuté)
    Pin noir d'Autriche (aiguilles piquantes, vert foncé)
  - de 15 à 20 cm : Pin parasol (aiguilles souples, vert clair ; cônes globuleux)
    Pin maritime (aiguilles rigides, vert sombre ; cônes pointus)
- Genre *Thuya* : feuilles réduites, concrescentes (*i.e.* soudées partiellement à la tige), rameaux aplatis.
- Genévrier (genre *Juniperus*) : chez le genevrier commun, aiguilles très piquantes et disposées en verticilles de trois. Cône globuleux (galbule) formé de trois graines emballées dans trois écailles charnues en partie soudées.

10.5 POSITION PHYLOGÉNÉTIQUE DES PINOPHYTES

Les pinophytes (chapitre 1) sont des :

- **Embryophytes** ou **archégoniates** : le zygote germe et forme un embryon, les organes sexuels sont des gamétanges et, en particulier, le gamétange femelle est un archégone ; enfin, les méiospores – à paroi imprégnée de sporopollénine – sont produites et contenues dans des sporanges ;
- **Stomatophytes** : présence de stomates ;
- **Trachéophytes** : présence de lignine et de xylème conducteur de la sève brute permettant un port érigé ;
- **Euphyllophytes** : plantes à vraies feuilles dotées d'une vascularisation abondante et ramifiée ;
- **Spermatophytes :** plantes à ovules et à graines.

Parmi les **spermatophytes**, on distingue :

- Les **pinophytes** ou **conifères** chez lesquelles les graines dérivent d'ovules nus et ne sont pas contenues dans un fruit. Ce sont des gymnospermes (« plantes à graines nues ») ;
- Les **angiospermes** chez lesquelles les graines dérivant des ovules sont contenues dans un fruit formé par l'ovaire des carpelles (TP11 et 12).

Pendant longtemps, on a considéré les écailles du cône mâle comme les homologues des étamines d'angiospermes et le couple « écaille ovulifère-bractée » comme l'homologue d'une fleur d'angiospermes (le cône femelle ayant alors valeur d'inflorescence). Cette idée doit être abandonnée car aucune donnée phylogénétique ne permet de confirmer ces homologies.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Organisation et biologie florale des angiospermes

TP 11

Plan

11.1 Structure et fonction des étamines
11.2 Structure et fonction de l'ovaire
11.3 Position systématique des angiospermes

Objectifs

- Compléter l'analyse de l'organisation florale vue en première année.
- Connaître la structure et la mise en place de l'androcée et du gynécée pour comprendre leur rôle dans la reproduction sexuée.
- Dégager les caractéristiques systématiques des angiospermes.

Introduction

L'organisation macroscopique de la fleur des angiospermes a été étudiée en première année (Voir *Biologie 1re année*, TP 14).

- Quelle est la constitution des étamines et de l'ovaire à l'échelle du microscope ?
- Comment sont mises en place les structures intervenant directement dans la reproduction sexuée des angiospermes ?

L'analyse structurale des étamines ainsi que celle de la genèse et du devenir des microspores commencent ce TP. Suit une étude analogue concernant l'ovaire et les macrospores. Ces données sont largement utilisées dans le chapitre 5, relatif à la reproduction sexuée des végétaux. Un rappel de la position systématique des angiospermes termine ce TP.

11.1 STRUCTURE ET FONCTION DES ÉTAMINES

11.1.1 Diversité de la déhiscence de l'étamine

L'anthère de l'étamine est en général constituée de deux loges résultant de la réunion de quatre sacs polliniques (figure TP11.2). À maturité, l'anthère libère le pollen qu'elle a élaboré selon diverses modalités. La plus courante est une ouverture, une déhiscence, selon une ligne verticale (nombreuses fleurs dont le lis). Parfois, comme chez la morelle, l'ouverture se réalise par deux pores sommitaux.

La suite de ce paragraphe analyse diverses coupes transversales d'anthères de lis, à divers stades de leur maturité. Nous pouvons suivre la différenciation de l'anthère (§ 11.1.2) et la formation du pollen (§ 11.1.3).

Prélevez et observez une étamine. Analysez son mode de déhiscence.

11.1.2 Différenciation de l'anthère

a) Mise en place des divers tissus de l'anthère

L'étamine, mise en place à partir du méristème floral, est tout d'abord un massif de cellules indifférenciées (figure TP11.1). Sa partie distale va se renfler, à la suite de mitoses nombreuses et orientées. Quatre masses sont ainsi mises en place (photo 1, cahier couleur p. 27), reliées par le connectif, qui prolonge le filet. Elles constituent l'ébauche des sacs polliniques. Une succession de coupes transversales à des stades de maturité sucessifs montre la mise en place, par des mitoses périclines, de cinq groupes de cellules (figure TP11.2 et photos 1 à 6, cahier couleur p. 27) :

- un épiderme ;
- une **assise mécanique** ;
- quelques assises transitoires ;

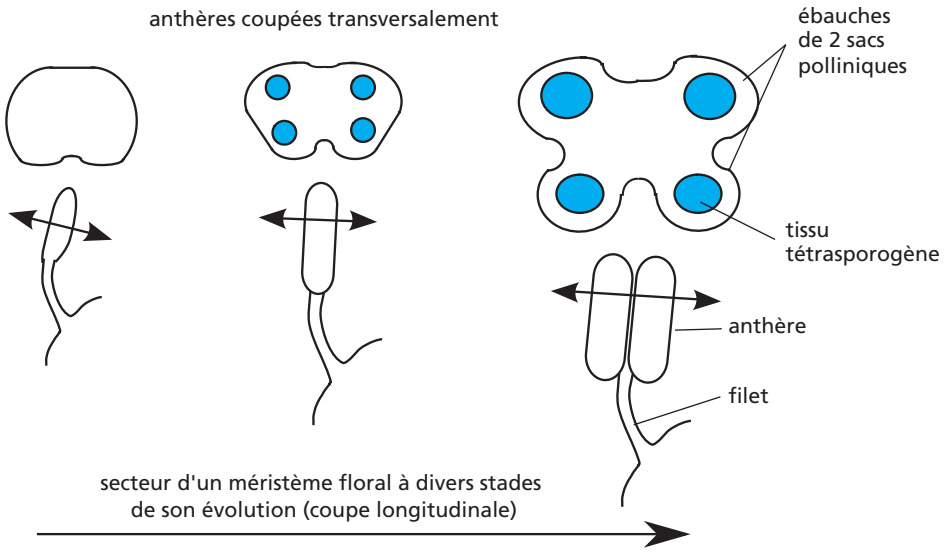


Figure TP11.1 Morphogenèse de l'anthère.

- une **assise du tapis** ;
- le **tissu sporogène**, regroupant les cellules-mères des microspores.

Toutes ces cellules, mises en place à partir du bourgeon floral, lui-même issu du sporophyte, sont diploïdes.

b) Évolution de l'épiderme

Ces cellules ne subissent pas une différenciation poussée sauf sur les deux bords de l'anthère. À ce niveau, des cellules épidermiques vont constituer une zone de fragilité (stomium) selon laquelle s'ouvrira la loge. C'est l'ébauche de la fente de déhiscence.

c) Différenciation et évolution de l'assise mécanique : la déhiscence

Cette assise, encore nommée endothecium, est constituée de grandes cellules parallélépipédiques. Elle ne borde le sac que sur sa face libre, tournée vers l'extérieur. Ses cellules possèdent des épaississements lignifiés sur cinq de leurs six faces (figure TP11.3). La paroi accolée à l'épiderme en est dépourvue. Ces cellules sont mortes à maturité. La sécheresse ou une élévation de température vont provoquer la perte de l'eau qu'elles contiennent dans l'espace qu'elles délimitent. Cela s'accompagne d'une rétraction de la paroi « externe » non rigidifiée ; s'en suit un raccourcissement apical. Les forces engendrées ainsi vont provoquer l'ouverture de l'anthère selon la ligne fragilisée du stomium. En fait, cette déhiscence est longuement préparée. Divers gènes gouvernant, la synthèse d'hydrolases, la dégénérescence du parenchyme qui sépare les deux sacs, la différenciation du stomium ont été activées. L'ouverture de l'anthère s'accompagne de la réunion des deux sacs polliniques en une seule loge (figure TP11.2).

d) Évolution des assises transitoires

Elles n'ont qu'une existence éphémère. Elles subissent une lyse dont les produits assurent la nutrition des cellules sporogènes.

e) Double rôle du tapis

Ces cellules, par leur intense activité sécrétrice, nourrissent aussi les cellules sporogènes.

Elles élaborent également le manteau pollinique, revêtement comportant entre autres des protéines. Ces dernières sont des produits d'un génome diploïde (appartenant au sporophyte),

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

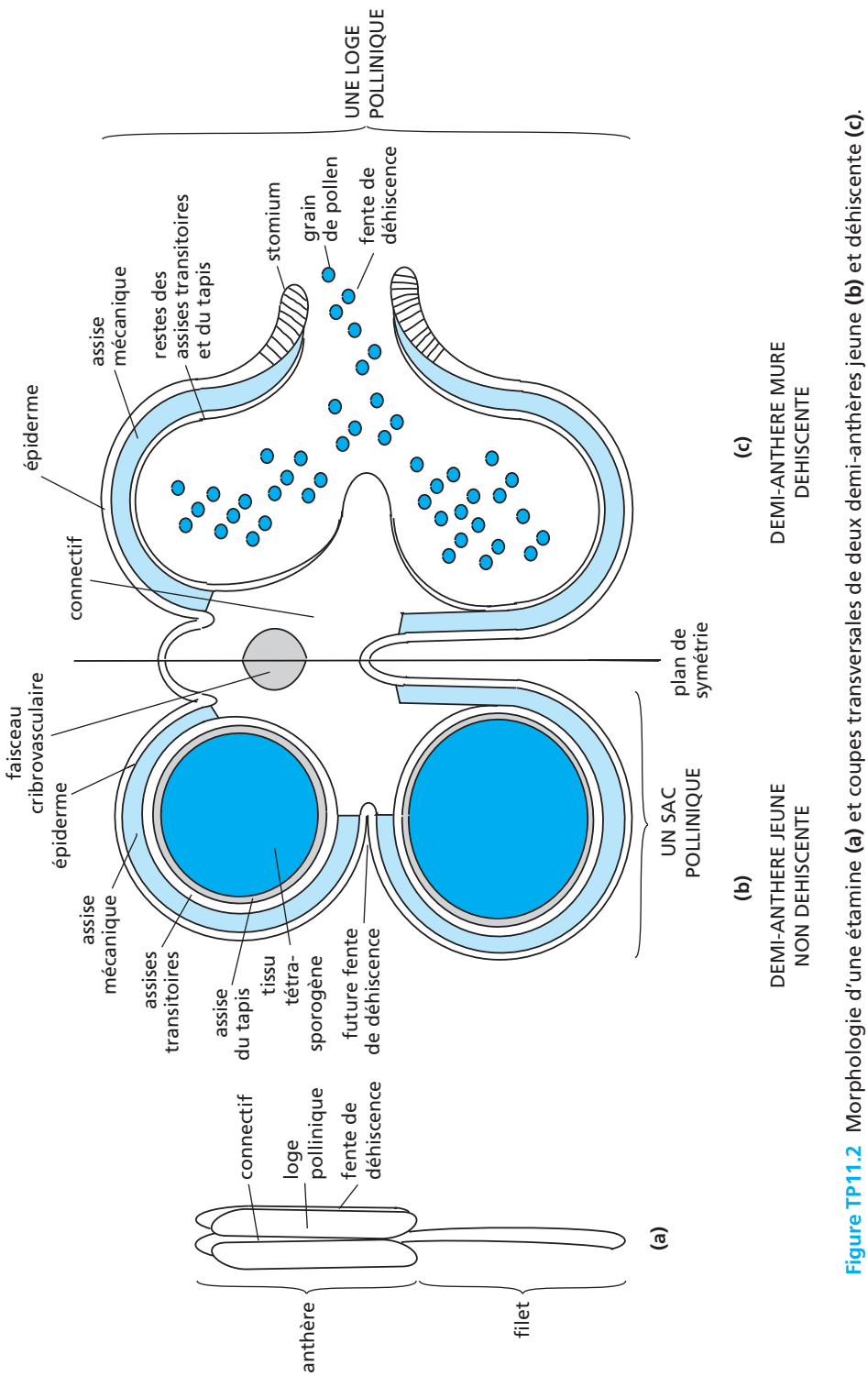


Figure TP11.2 Morphologie d'une étamine **(a)** et coupes transversales de deux demi-anthères jeune **(b)** et déhiscente **(c)**.

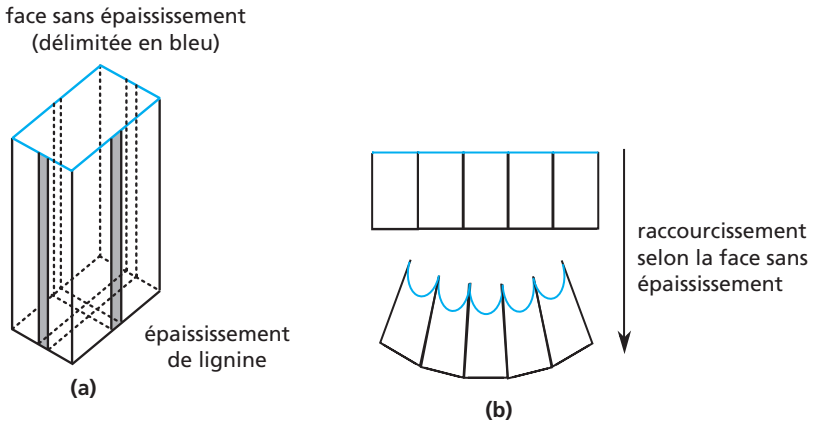


Figure TP11.3 Épaississements des parois des cellules de l'assise mécanique.

Voir chapitre 8, § 8.2.3c

déposé à la surface du grain de pollen (un gamétophyte) qui est, lui, constitué de structures élaborées à partir d'un génome haploïde. Ce manteau joue un rôle essentiel dans la reconnaissance du pollen par les cellules stigmatiques dans les processus d'AIS.

À maturité, l'anthère est constituée de deux loges polliniques ouvertes. Délimitées par l'épiderme et l'assise mécanique, elles contiennent le pollen. Les autres assises ont disparu (figure TP11.2)

Observez et dessinez l'organisation d'une anthère jeune et d'une anthère différenciée à l'aide de préparations commerciales.

11.1.3 Différenciation du pollen

a) Méiose et microsporogenèse

La figure TP11.4 résume ces processus. Les cellules-mères des grains de pollen sont des cellules diploïdes, polygonales, à gros noyau. Une coupe dans une anthère plus âgée montre leur individualisation par lyse de la lamelle moyenne. De nombreuses figures de prophase sont observables. Les préparations les plus favorables montrent des chromosomes appariés, présentant des chiasmas. On peut même les dénombrer (2N = 24 chez le lis) et observer leur duplication. Il s'agit de la prophase I d'une **méiose.** D'autres figures de cette première division peuvent être observées (métaphase I, anaphase I). Elles sont cependant moins fréquentes car plus fugaces que la prophase. D'autres stades montrent déjà la fin de la division I et des stades de la division II. La télophase I est confondue avec la prophase II. Les deux cellules-filles restent associées en une diade. Enfin, les tétrades, qui regroupent à l'intérieur d'une paroi callosique les quatre cellules-filles, marquent la fin de la méiose. Ces produits de méiose sont des **méiospores** ou des **tétraspores** (photos 1 à 6, cahier couleur p. 27). Comme de plus, elles sont sexualisées (nous verrons que le gynécée élabore d'autres méiospores), on les nomme **microspores**. Elles baignent dans un liquide nourricier issu des assises transitoires et du tapis. La paroi callosique qui les maintient réunies est mise en place au début de la méiose entre le plasmalemme et la paroi cellulosique de la cellule sporogène. Son rôle est mal connu. Elle dégénère à la fin de la méiose, ce qui permet l'individualisation des microspores. Les sacs polliniques sont donc des **microsporanges** déhiscents.

Cette étape est fondamentale dans la reproduction sexuée. Elle met en place des tétraspores au génome haploïde et original (issu de divers brassages).

Observez et dessinez des stades caractéristiques de la méiose à partir des préparations précédentes.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

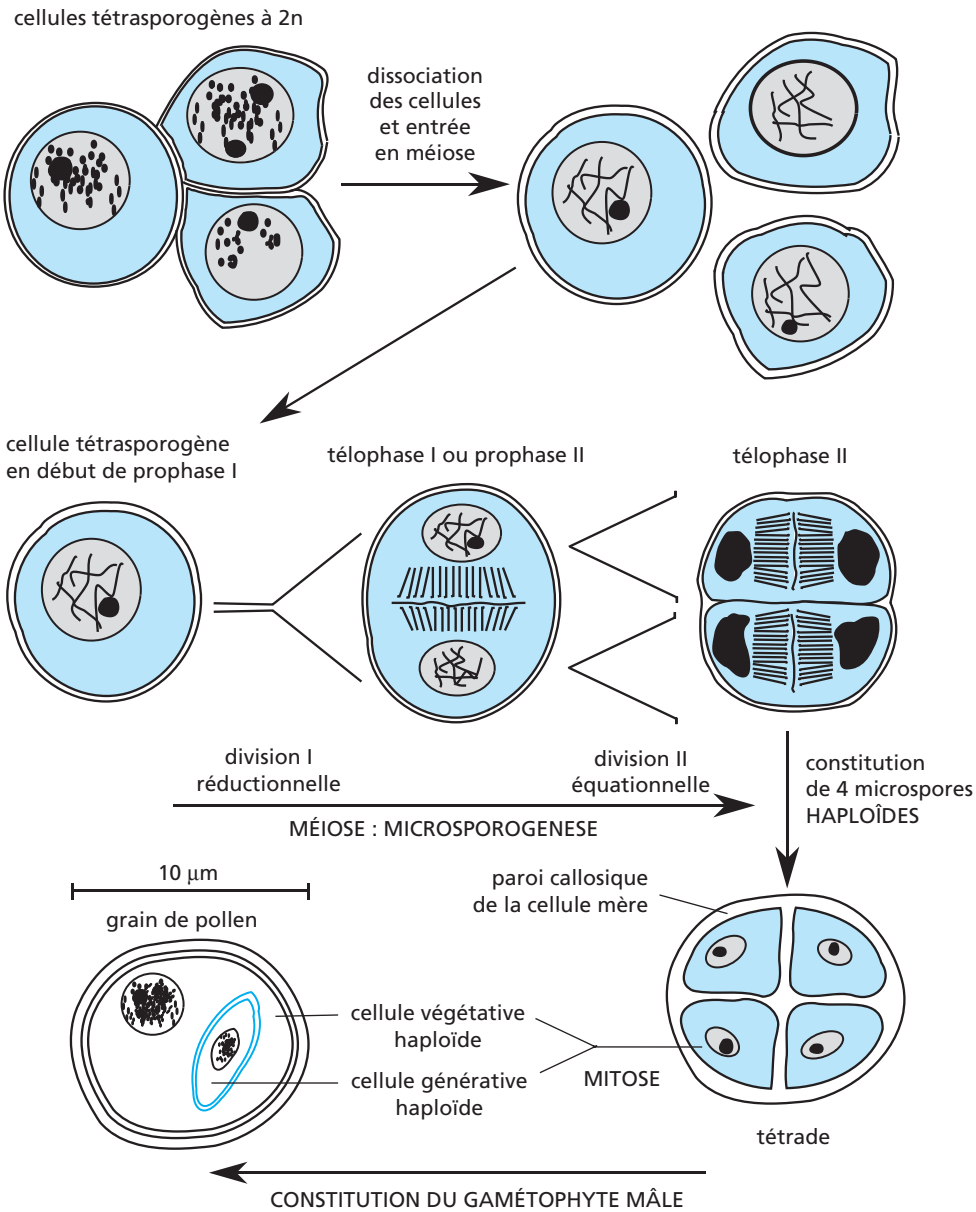


Figure TP11.4 Formation des microspores et des grains de pollen.

b) Formation des grains de pollen

Voir « la structure du grain de pollen », chapitre 5, figure 5.11

Deux événements marquent les transformations de la microspore en grain de pollen (figure TP11.4).

Tout d'abord, la microspore subit une mitose à l'origine d'un **gamétophyte** mâle (ou **microprothalle**) constitué de deux cellules haploïdes (pollen bicellulé) dont la disposition est particulière. La cellule végétative entoure la cellule générative (photo 1, cahier couleur p. 28). Cette dernière peut à son tour entrer en mitose, le pollen est alors d'emblée tricellulé.

Pendant le même temps, est édifiée, à la fois par la cellule végétative haploïde, et les cellules diploïdes du tapis, une paroi externe ou **exine**. La sporopollénine qu'elle contient la rend impu-

trescible. Son manteau renferme des protéines issues d'un génome diploïde. Cette exine est doublée à l'intérieur par l'**intine**, paroi pecto-cellulosique de la cellule végétative. Quant à la cellule générative, elle est délimitée par une paroi dont l'existence est mal comprise et éphémère.
Prélevez et observez entre lame et lamelle du pollen de lis. Observez-le également à partir de lames du commerce et d'électronographies.
À maturité, les anthères contiennent des grains de pollen, structures bi- ou tricellulées, de petite taille. La paroi d'exine les protège contre la dessiccation. Ces grains individualisés sont libérés et pris en charge par un vecteur abiotique (vent, **anémogamie** des fleurs anémophiles) ou biologique (insecte, **entomogamie** des fleurs entomophiles).

11.2 STRUCTURE ET FONCTION DE L'OVAIRE

Cette étude sera également conduite à partir de coupes transversales de boutons floraux de lis observés à des stades successifs de maturité.

11.2.1 Mise en place de l'ovaire et des ovules

Le méristème floral édifie le gynécée (ovaire, style et stigmate) par mérèse suivie de différenciation (figure TP11.5). Dans chaque loge carpellaire, un massif cellulaire est mis en place par mitoses. Il va croître dans l'espace libre qui lui est offert pour acquérir une forme ovoïde de quelques millimètres rattachée au placenta. C'est l'ébauche ovulaire. Sa croissance, limitée, et

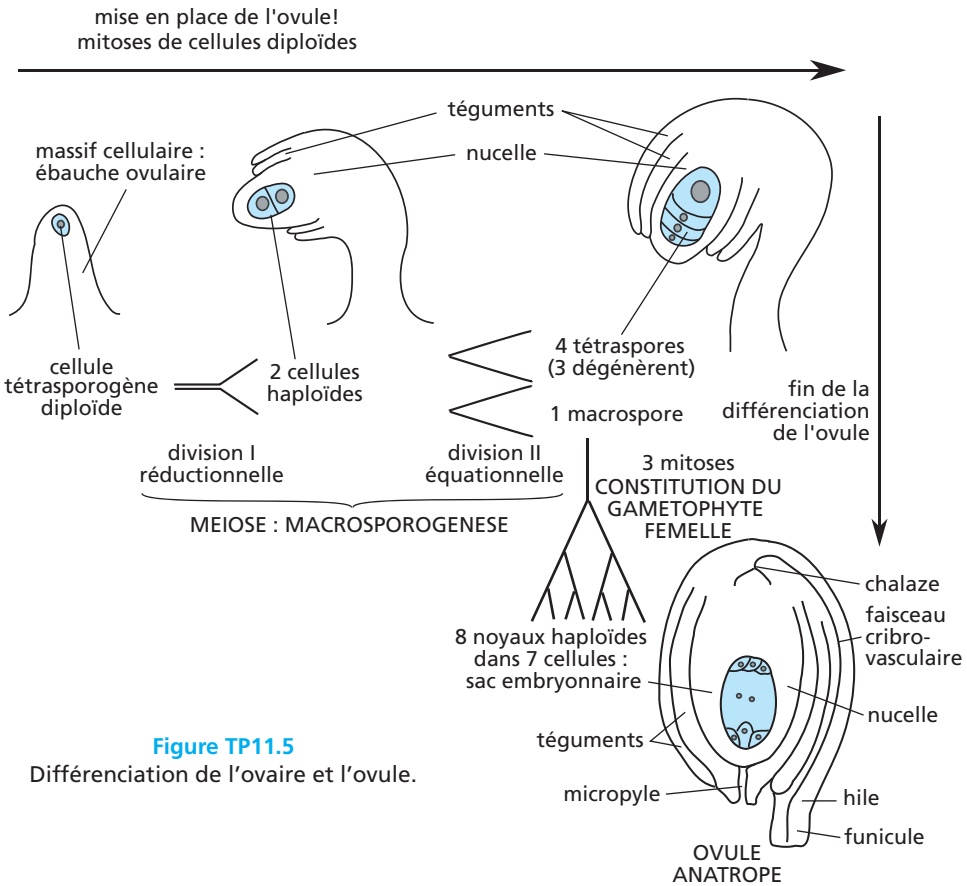


Figure TP11.5
Différenciation de l'ovaire et l'ovule.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

sa différenciation aboutissent à la constitution d'un ovule porté par un funicule, lui-même rattaché au placenta (photo 4, cahier couleur p. 28). Cette structure comporte des faisceaux cribro-vasculaires qui vont alimenter les autres parties, à savoir un nucelle protégé par un ou deux téguments ouverts au niveau d'un micropyle. Cet **ovule**, par sa forme, est qualifié d'**anatrope** ou renversé.

La figure 5.13 du chapitre 5 montre les divers types d'ovules rencontrés chez les angiospermes, anatrope, **campylotrope** ou courbe, et **orthotrope** ou droit, ce dernier étant moins fréquent que les deux précédents. Dans chaque carpelle, les ovules sont empilés selon deux rangées. Ainsi, chez les angiospermes, les ovules (structures pluricellulaires qui n'ont pas valeur de gamète femelle) sont enfermés dans un espace clos, la loge ovarienne. Ce vase « clos » justifie la dénomination d'angiosperme, étymologiquement, « sperma » : graines, « aggeion » : boîte. La figure TP11.6 illustre la coupe transversale d'un ovaire de lis comportant six rangées d'ovules empilés les uns sur les autres.

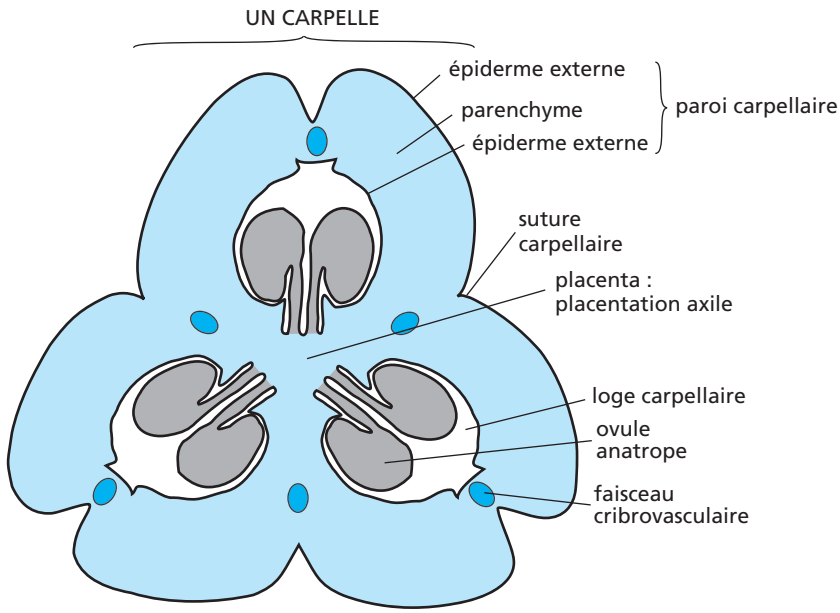


Figure TP11.6 Coupe transversale de l'ovaire de lis.

11.2.2 Méiose et macrosporogenèse

Assez tôt dans le nucelle on peut repérer sur les coupes une cellule à gros noyau et à contenu dense (figure TP11.5). Il s'agit de l'unique cellule-mère des macrospores. Elle subit une méiose qui aboutit à la formation d'une tétrade linéaire, dirigée vers le micropyle, de quatre tétraspores ou macrospores. Sur les quatre, les trois situées le plus près du micropyle dégénèrent. Il ne reste à la fin qu'une seule **macrospore** (photo 5, cahier couleur p. 28). Notons la similitude avec l'ovogenèse des animaux, chez lesquels la méiose donne naissance à un seul gamète femelle. Cependant, précisons que, comme chez tous les végétaux, la méiose n'engendre pas un gamète mais une méiospore. Chez d'autres angiospermes les quatre macrospores peuvent subsister. On aboutira cependant à un sac embryonnaire semblable.

11.2.3 Formation du sac embryonnaire

La macrospore va subir trois mitoses (figure TP11.5). Les huit noyaux haploïdes qui en résultent sont répartis dans les sept cellules qui construisent le **sac embryonnaire** ou macroprothalle ou gamétophyte femelle (photo 6, cahier couleur p. 28). Six cellules sont uninucléées et

Voir chapitre 5, § 5.2.2b

la septième, centrale, comporte deux noyaux haploïdes. L'ensemble est inclus dans le nucelle qui a valeur de **macrosporange** indéhiscent. Le sac embryonnaire est donc la seule partie haploïde de l'ovule. Ses cellules constitutives ont des rôles divers. Certaines ont une paroi incomplète. Deux d'entre elles subiront une fécondation, l'**oosphère** et **la cellule centrale**, qui sont respectivement le gamète femelle principal et un gamète accessoire.
Réalisez une coupe transversale d'ovaire de lis. Observez à la loupe et dessinez.
Ouvrez longitudinalement l'ovaire. Détachez quelques ovules, montez entre lame et lamelle, observez au microscope et dessinez.
Observez des lames du commerce de coupes transversales d'ovaires de lis à divers stades de maturité. Analysez la mise en place de l'ovule et du sac embryonnaire. Dessinez.

11.3 POSITION SYSTÉMATIQUE DES ANGIOSPERMES

11.3.1 Les angiospermes sont des embryophytes

Les angiospermes comportent des gamétanges. Leur extrême réduction rend difficile leur identification. Cependant, la cellule végétative, qui abrite et conduit par le tube pollinique qu'elle construit les gamètes mâles, est un contenant cellulaire. Elle a donc valeur d'anthéridie. De même, l'oosphère est entourée par des cellules au sein du sac embryonnaire. Cette disposition constituerait un archégone extrêmement réduit mais réel.
De même, les cellules-mères des spores sont abritées dans des contenants cellulaires, les sporanges, sac pollinique (microsporange) et nucelle (macrosporange).
Leur cycle de développement comporte une phase diploïde nettement représentée dans l'espace et le temps.
La présence d'une cuticule épidermique et de sporopollénine dans la paroi du gamétophyte mâle sont également des caractères d'embryophytes.

11.3.2 Autres caractéristiques rattachées essentiellement à l'appareil végétatif

La présence de stomates (chapitre 3) les fait appartenir aux **stomatophytes**.
Leur appareil caulinaire sous la forme d'un axe dressé comportant des tissus conducteurs les place dans les **hémitrachéophytes**.
La présence de xylème et de sporanges déhiscents selon une fente en fait des **eutrachéophytes**.
Leurs feuilles de type mégaphylles les placent dans les **euphyllophytes**.

11.3.3 Caractéristiques systématiques dégagées de cette étude

Les angiospermes comportent des ovules qui évolueront en graine. Le nucelle est un macrosporange qui garde inclus le gamétophyte femelle réduit. Le grain de pollen est un gamétophyte mâle qui assure le transport des gamètes mâles. L'appareil végétatif comporte des tissus secondaires issus de l'activité de méristèmes secondaires. Ce sont des caractéristiques de **spermatophytes**.
La présence d'une fleur les place dans les **anthophytes**, tout comme la siphonogamie qui aboutit à une double fécondation. La présence d'éléments de vaisseaux, comportant des perforations complète ces caractéristiques.
Enfin, l'ovaire fermé qui renferme les ovules, futures graines explique le terme d'**angiosperme**. La présence d'un gamétophyte mâle réduit à deux cellules, la formation d'un albumen lors de l'embryogenèse, et l'existence d'un bois hétéroxylé sont d'autres critères de ce taxon subdivisé en **mono-** et en **dicotylédones**.

CONCLUSION

La fleur des angiospermes est l'organe de la reproduction sexuée. Elle comporte en général des pièces stériles qui protègent la fleur et peuvent jouer un rôle attractif et des pièces fertiles, souvent regroupées au sein de fleurs hermaphrodites, constituant l'androcée et le gynécée.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Dans les sacs polliniques des étamines, la méiose met en place des microspores qui, après une division mitotique, donne naissance au gamétophyte mâle, le grain de pollen. Ce dernier est protégé par une paroi complexe qui affiche de nombreuses molécules. Il est libéré par l'anthère déhiscente et pris en charge par le vent ou les insectes pollinisateurs qui assurent son transport jusque sur le stigmate (pollinisation).

L'ovaire abrite un ou plusieurs ovules. Ces formations pluricellulaires voient l'une de leur cellule subir la méiose, à l'origine d'une macrospore. Son développement aboutit à la mise en place du sac embryonnaire, ensemble de huit noyaux haploïdes, répartis dans sept cellules. Ce gamétophyte femelle reste inclus dans le nucelle qui a valeur de macrosporange indéhiscent. Cette immobilité est compensée par le transport du pollen et la croissance du tube pollinique assurant une siphonogamie.

Le gynécée est une structure typique des angiospermes. Cette interface, placée entre le pollen et l'ovule, permet à la plante d'examiner le pollen et de rejeter l'autopollen. Il protège donc la plante contre son propre pollen (§ 8.2.3) et favorise l'hétérozygotie, gage d'évolution. Après la double fécondation, l'ovaire évoluera en un **fruit** susceptible de disséminer les **graines**, ovules transformés, qu'il contient.

Graines, fruits et germinations chez les angiospermes

TP 12

Plan

12.1 Structure du fruit et de la graine de haricot (fabacée)
12.2 Unité et diversité de la structure des graines
12.3 Unité et diversité des fruits
12.4 Devenir des graines, dissémination et germination

Objectifs

- Dégager les caractéristiques d'une structure de graine et d'une structure de fruit.
- Présenter deux types de graines, albuminée et exalbuminée.
- Présenter les principaux types de fruits.
- Présenter les aspects morphologiques de quelques germinations.

Introduction

Chez les angiospermes, la reproduction sexuée aboutit à la mise en place d'une ou de plusieurs graines enfermées dans un fruit. Ces structures vont assurer la dissémination de l'espèce puis la constitution d'une nouvelle génération.

- Quelles sont les caractéristiques structurales (et physiologiques) de la graine et du fruit ?
- Quels sont les divers types de graines et de fruits ?
- Quelles fonctions essentielles dans le cycle de développement assurent ces structures ?

Après avoir présenté la structure d'un fruit et des graines qu'il contient, nous envisagerons successivement les divers types de graines et de fruits couramment rencontrés. Nous aborderons pour terminer les fonctions et le devenir de ces structures à partir de quelques exemples. L'ensemble de ce TP illustre les chapitres 4, 5 et 8.

12.1 STRUCTURE DU FRUIT ET DE LA GRAINE DE HARICOT (FABACÉE)

Ce paragraphe est illustré par l'analyse d'échantillons frais, gousses de haricot.

12.1.1 Structure générale de la gousse de haricot

La **gousse** de haricot (*Phaseolus vulgaris,* fabacée), ou légume, est un organe allongé, de section ovale, constitué de deux **valves**, séparées par un plan de symétrie, porté par le pédoncule floral (figures TP12.1, 12.2 et 12.3 et photos 2, 3 et 5, cahier couleur p. 29). Elle résulte de l'évolution de la fleur après la double fécondation. Quelle structure florale lui a donné naissance ? Les restes de calice, voire de pétales et d'étamines desséchés, ainsi que le style et le stigmate attestent d'une transformation de l'ovaire. La coupe transversale de ce fruit montrant la présence d'une seule loge et d'une placentation axile confirme cette origine. Un **fruit** résulte de la transformation du pistil, et notamment de l'ovaire, en général à la suite de la fécondation. Aussi, lorsque l'on pense être en présence d'un organe de type fruit, faut-il d'abord rechercher des restes de pièces florales.

12.1.2 La gousse, un fruit sec déhiscent

À maturité, une gousse s'ouvre selon deux fentes longitudinales opposées (figure TP12.2 et photos 2, 3 et 5, cahier couleur p. 29). L'une est réalisée selon la suture des deux bords du carpelle unique constituant cet ovaire. L'autre est située au niveau d'une nervure, au milieu de la cloison carpellaire. On qualifie cette déhiscence de **suturale** et **loculicide**. Ce fruit est donc déhiscent, il libère ainsi les graines qu'il contient.

La coupe transversale de ce fruit (figure TP12.3) montre la structure de sa paroi, le **péricarpe**. L'**épicarpe** et l'**endocarpe** encadrent le **mésocarpe**. Ils proviennent respectivement de l'épiderme externe et interne et du parenchyme carpellaire. Le mésocarpe est essentiellement

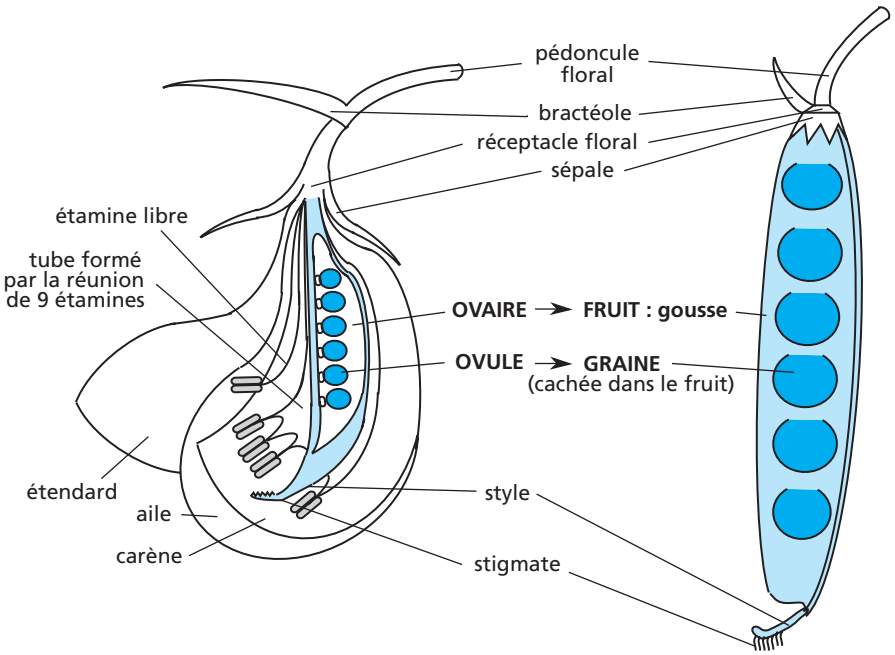


Figure TP12.1 Morphologie et origine d'une gousse de Haricot (fabacée).

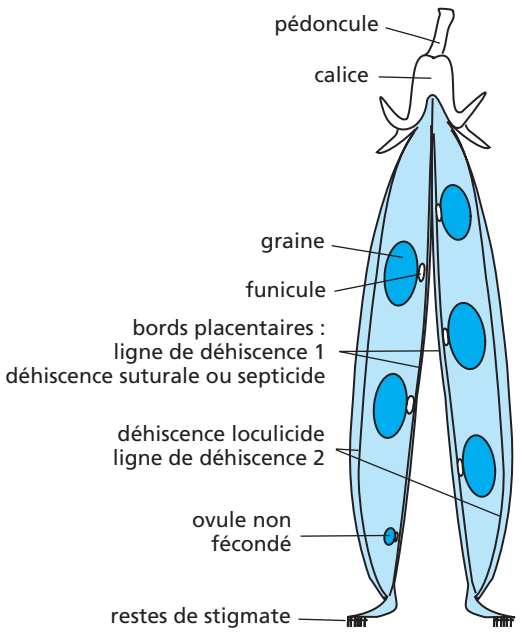


Figure TP12.2 Gousse de haricot ouverte à maturité.

constitué de fibres de sclérenchyme dont l'orientation est double. La nature sclérifiée de cette paroi fait de la gousse un **fruit sec**. L'orientation précise des fibres est à l'origine de forces de torsion lors du dessèchement du péricarpe à maturité. Elles provoquent l'ouverture selon les deux fentes.

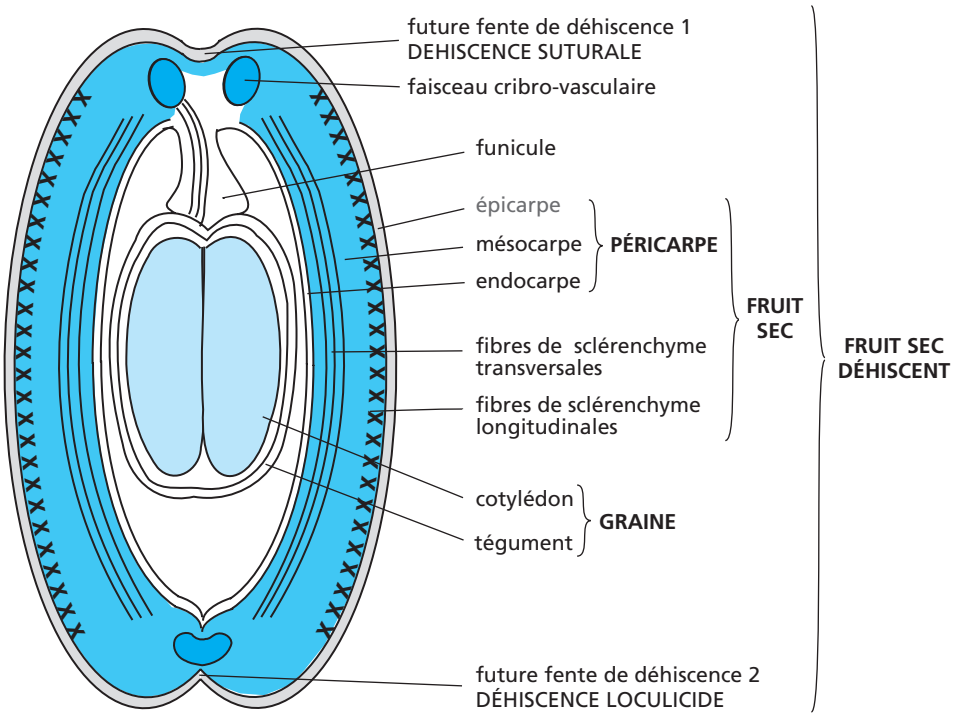


Figure TP12.3 Coupe transversale d'une gousse de haricot.

Observez et dessinez l'organisation d'une gousse en insistant sur les caractéristiques qui en font un fruit.

12.1.3 Les graines, ovules transformés

a) Morphologie externe de la graine de haricot

La gousse ouverte montre son contenu fait de **graines** (figure TP12.2).
Ces masses ovoïdes sont limitées par un **tégument** (figure TP12.4a). Celui-ci est interrompu au niveau d'un minuscule orifice, le **micropyle** et de l'insertion de la graine dans le fruit, le **hile**. Il porte, à l'opposé du micropyle une excroissance, le cal. Un relief en forme de « V » présente sa pointe tournée vers le micropyle, nous verrons qu'il s'agit de la radicule.

b) Structure de l'amande : la plantule de la graine de haricot

La décortication de la graine (l'ablation de son tégument) montre la présence d'un tégument externe, coriace, doublé d'un tégument interne, fin, parfois difficile à observer. Elle livre une **amande**. Celle-ci est composite, il s'agit de la **plantule** de haricot qui comporte (figure TP12.4b et c) :

- la première racine ou **radicule** ;
- un axe caulinaire, la **tigelle**, terminé par un bourgeon terminal, **la gemmule** ;
- deux volumineux **cotylédons**, qui sont deux premières feuilles hypertrophiées par la mise en réserve. L'endroit de leur insertion permet de séparer la tigelle en deux parties : l'**hypocotyle** et l'**épicotyle** ;
- la gemmule contient les ébauches des deux feuilles suivantes, simples et opposées.

L'axe caulinaire est courbe, ce qui caractérise un **embryon courbe**. Soulignons enfin que la plantule est directement observable sous les téguments. Cela caractérise les graines **exalbuminées** (§ 12.2).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

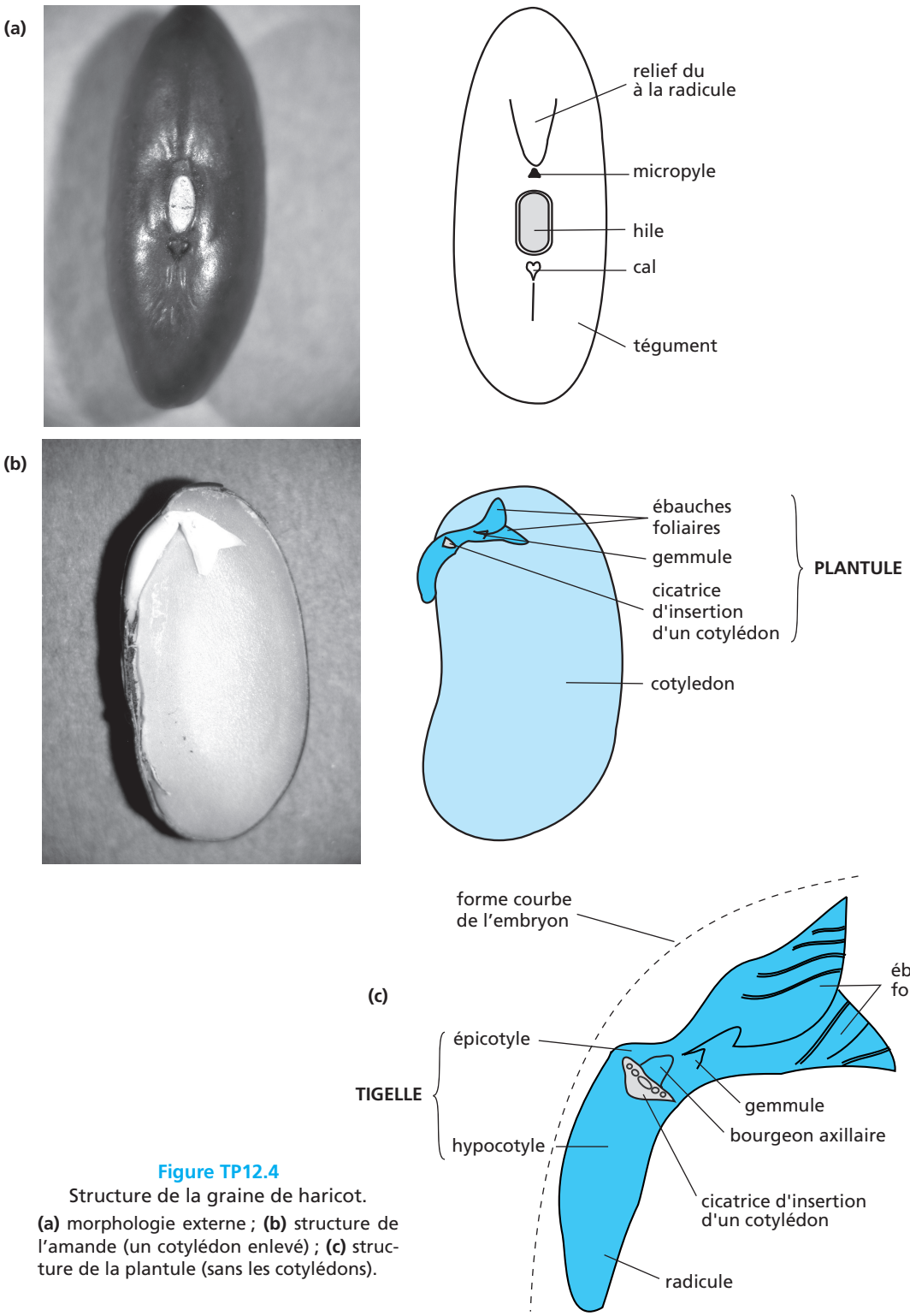


Figure TP12.4
Structure de la graine de haricot.
(a) morphologie externe ; **(b)** structure de l'amande (un cotylédon enlevé) ; **(c)** structure de la plantule (sans les cotylédons).

c) Nature des réserves de la graine de haricot

Localisées dans les cotylédons, elles peuvent être révélées :

- par des tests simples. Le test du Lugol et celui du biuret sont positifs, montrant la présence de réserves d'amidon et de protéines. Il s'agit d'une **graine amylacée** ;
- par une coupe fine du parenchyme qui les contient. Le Lugol montre la présence de grains d'amidon. Il existe dans ces cellules d'autres grains ovoïdes, les **grains d'aleurone** qui constituent les réserves protéiques.

Voir chapitre 5, § 5.2.5b

d) Origine de la graine : la transformation d'un ovule

L'observation du devenir de la fleur après fécondation et l'existence de structures communes montrent que la graine dérive de la transformation de l'ovule après double fécondation (figures TP12.1 et 12.5). Ces processus sont décrits au chapitre 5. Soulignons le caractère sec des tissus de la graine, qui atteste de sa déshydratation.

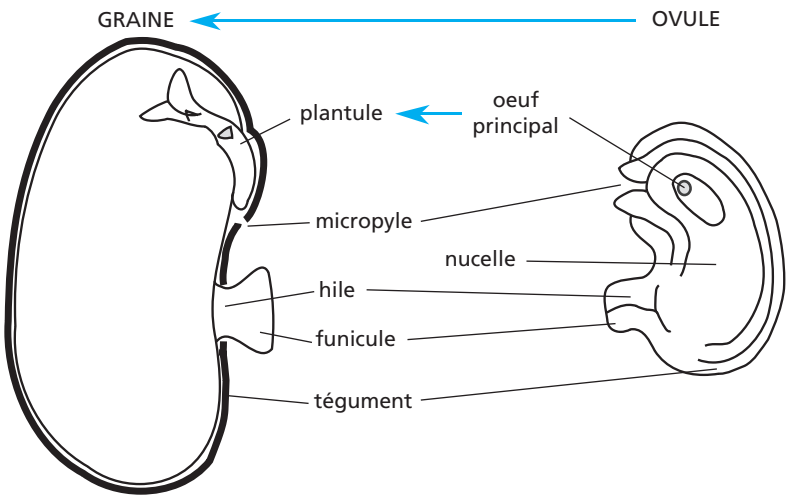


Figure TP12.5 Origine de la graine.
La taille de l'ovule est exagérée par rapport à celle de la graine.

Observez et dessinez la graine de haricot.
Décortiquez-la. Enlevez un cotylédon et dessinez son organisation.
Réalisez divers tests de cytochimie sur une section de cotylédon.
Réalisez une coupe mince dans un cotylédon. Montez dans du Lugol et observez.

12.2 UNITÉ ET DIVERSITÉ DE LA STRUCTURE DES GRAINES

12.2.1 Diversité de la localisation des réserves, graines albuminées et exalbuminées

On procède à la même analyse pour la graine de ricin. Il s'agit d'une euphorbiacée tropicale et acclimatée à nos climats tempérés. Ne consommez pas ces graines qui ont des effets purgatifs et qui contiennent de la ricine, une protéine très toxique.
Le tégument externe très coriace présente un bouchon micropylaire qui masque le micropyle (figure TP12.6). Son ablation révèle une amande compacte, non subdivisée. Cette graine présente un tissu triploïde, l'**albumen** qui subsiste autour de la plantule. Cette graine, à la différence de celle de haricot, est **albuminée**. La plantule n'est visible qu'à la suite de sections longitudinales ou transversales. L'**embryon droit** possède deux cotylédons minces qui ressem-

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

blent à de jeunes feuilles. Ils ne sont pas hypertrophiés par les réserves qui sont localisées dans l'albumen. Une coupe fine dans l'albumen et des tests cytochimiques (réaction du biuret et rouge Soudan) révèlent la présence de grains d'aleurone et de gouttelettes lipidiques. La graine est **oléagineuse**. Le ricin est cultivé pour l'huile que ces graines procurent, utilisée dans divers domaines industriels.

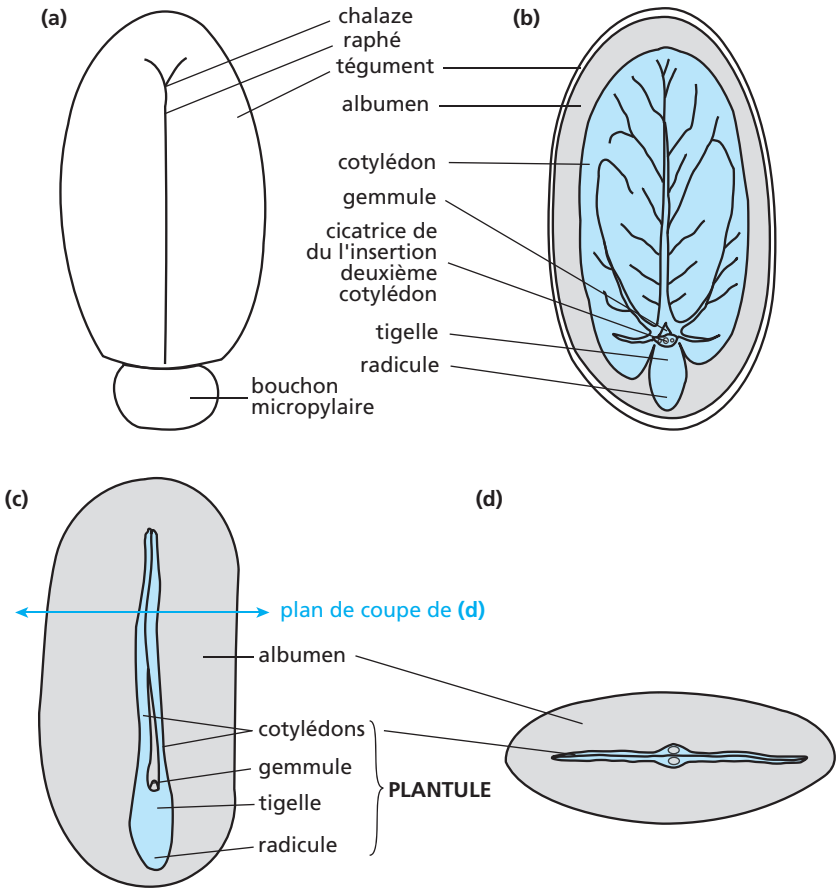


Figure TP12.6 Morphologie et anatomie d'une graine albuminée, la graine de ricin (euphorbiacée).

(a) graine, vue externe ; **(b)** graine, coupe longitudinale ; **(c)** amande, coupe longitudinale perpendiculaire à la précédente) ; **(d)** amande, coupe transversale.

Réalisez des observations semblables à celles réalisées sur la graine de haricot.
Observez et légendez une électronographie d'albumen de ricin (grain d'aleurone).

12.2.2 Autres éléments de diversité de la graine

a) Téguments

Le tégument externe est souvent coriace. Il peut être parfois le seul tégument. Il peut être diversement coloré et présenter une nervure qui part du hile et se dirige vers un point opposé. Il s'agit du **raphé**, trace d'un funicule soudé au reste de l'ovule : nous sommes en présence d'une graine issue d'un ovule anatrope. Rappelons que le tégument externe peut aussi porter des ornementations sous la forme d'une **caroncule** ou bouchon micropylaire (graine de ricin) ou des poils (graine de cotonnier). Le micropyle est souvent peu ouvert.

b) Forme et constitution de l'embryon

Rappelons que l'on accède tout de suite à la plantule si la graine est exalbuminée. Dans le cas contraire, des coupes sont nécessaires pour l'observer.

L'embryon peut être courbe (photo 5, cahier couleur p. 30), la graine provient d'un ovule campylotrope. Dans les deux autres types d'ovules, orthotrope et anatrope, l'embryon est droit. La pointe de la radicule est toujours tournée du côté du micropyle.

Voir TP10, § 10.2.3

L'embryon peut porter deux ou un seul cotylédon chez les angiospermes (dicotylédones et monocotylédones, figure TP12.7). Rappelons que la graine des pinophytes abrite un embryon qui porte de nombreux cotylédons. Enfin, les cotylédons peuvent être parfois composés de trois folioles comme chez le cresson alénois.

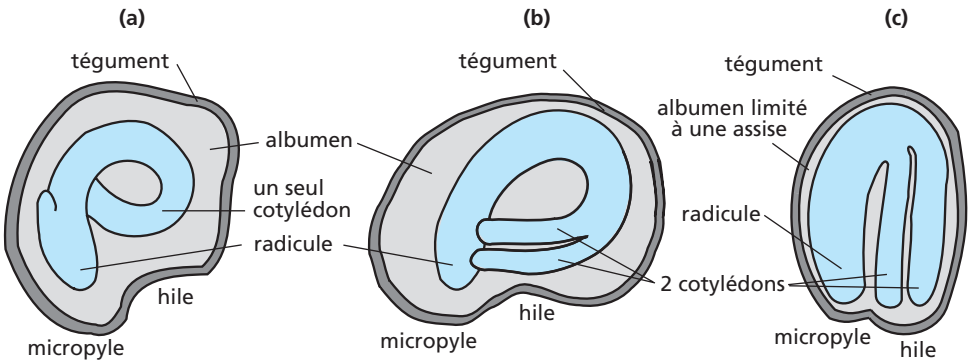


Figure TP12.7 Structure de graines albuminées.
(a) oignon (liliacée, monocotylédone) ; **(b)** tomate (solanacée, dicotylédone) ; **(c)** arabette (brassicacée, dicotylédone).

c) Localisation et nature des réserves

La localisation principale des réserves amène à distinguer deux grands types de graines, albuminées (ricin, réserves dans l'albumen qui persiste) et exalbuminées (haricot, réserves dans les cotylédons, albumen disparaissant rapidement après sa mise en place). Il existe parfois des restes de nucelle dans les graines à périsperme (poivre, nénuphar).

Les réserves protéiques sont une généralité. Elles sont accompagnées d'amidon (graines amylacées) et de triglycérides (graines oléagineuses). La graine d'asperge ainsi que celle du dattier comportent un albumen très dur. Les parois cellulaires sont épaissies et les réserves sont essentiellement constituées par la cellulose et les hémicelluloses pariétales.

12.2.3 Guide pour l'analyse d'une graine

- Recherchez les structures et les cicatrices héritées de l'ovule dont elle provient.
- Observez la morphologie externe, c'est-à-dire le tégument externe ; repérez le hile, le micropyle, la saillie radiculaire, un éventuel raphé. Notez le rapprochement ou l'éloignement du hile et du micropyle (ovules anatrope et campylotrope/ovule orthotrope).
- Décortiquez la graine ; notez alors le nombre de téguments. Lorsque les graines sont très petites, cette opération s'avère délicate voire impossible. Procédez alors à des coupes, dans le plan d'aplatissement, dans un plan orthogonal.
- Analysez l'amande ; notez son caractère compact ou subdivisé (albumen présent ou non).
- Analysez la plantule ; notez sa forme, le nombre de cotylédons.
- Analysez les réserves : tests cytochimiques simples, coupes dans le tissu de réserve.
- Concluez en soulignant les caractéristiques de la graine, la nature de l'ovule dont la graine provient (cette caractéristique n'est pas exigée dans les concours des classes de BCPST). Vérifiez la cohérence de vos conclusions : un raphé et un embryon courbe sont incompatibles ; un embryon courbe et un éloignement du hile et du micropyle aussi.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

12.2.4 Principales caractéristiques d'une graine

La graine est une unité résultant de la transformation d'un ovule après fécondation chez les **spermatophytes**. Elle comporte des protections structurales (téguments) et physiologiques (vie latente et dormance), des réserves et une plantule issue du développement d'un œuf. Elle peut constituer à elle seule une unité de dissémination de l'espèce ou être disséminée avec le fruit qui la contient. Elle est à l'origine d'une nouvelle génération lors de sa germination (encart TP12.1).

12.3 UNITÉ ET DIVERSITÉ DES FRUITS

12.3.1 Deux grands types de fruits d'après la consistance du péricarpe

Une tomate (figure TP12.8 et photos 1 et 4, cahier couleur p. 32) est un fruit (restes de calice, de style et stigmate…). Son péricarpe, que l'on mange, montre une consistance beaucoup moins dure que celle de la gousse. Il ne présente aucune lignification. C'est au contraire un parenchyme gorgé de réserves hydratées qui constitue l'essentiel du péricarpe. On parle de fruit charnu.

La nature et la consistance de la paroi du fruit amènent à distinguer deux grands types de fruits, **secs** et **charnus**. Notons que si l'on utilise couramment cette subdivision, on est obligé d'envisager une troisième catégorie dans laquelle on range des fruits complexes.

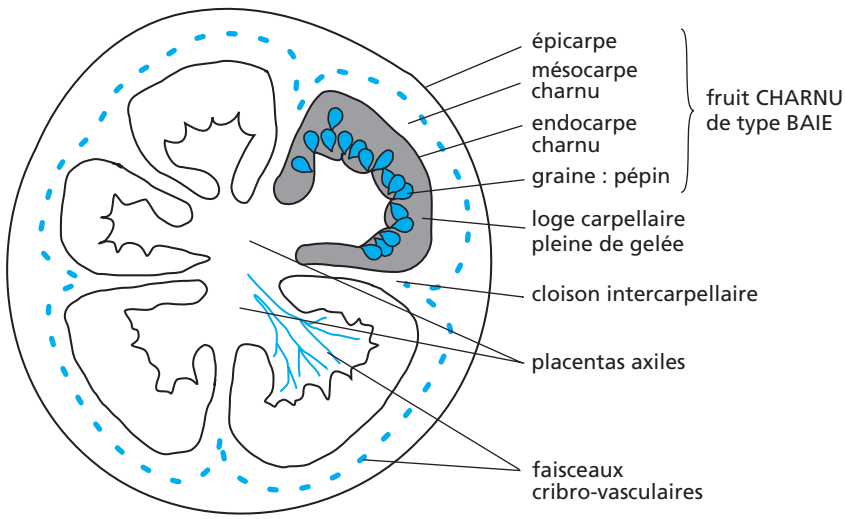


Figure TP12.8 Coupe transversale d'une tomate (solanacée), fruit charnu de type baie.

12.3.2 Divers types de fruits secs

a) Deux grands types de fruits secs

Le gland des chênes (photo 5, cahier couleur p. 31) montre à son sommet, opposé à la cupule, des restes de style et stigmate (figure TP12.9). C'est un fruit. La consistance de son péricarpe, ligneux, en fait un fruit sec. À maturité, il ne présente aucun dispositif de déhiscence. Ce critère d'ouverture amène à distinguer deux grands types de fruits secs : les **fruits secs déhiscents**, et les **fruits secs indéhiscents**, encore nommés **akènes**.

b) Divers fruits secs déhiscents

Deux critères sont utilisés pour les classer, le nombre de carpelles constituant le fruit et le mode de déhiscence. Signalons tout d'abord une ambiguïté dans une définition. Certains auteurs nomment capsule l'ensemble des fruits secs déhiscents. D'autres limitent ce terme aux fruits secs comportant plus d'un carpelle, nous choisirons cette option.

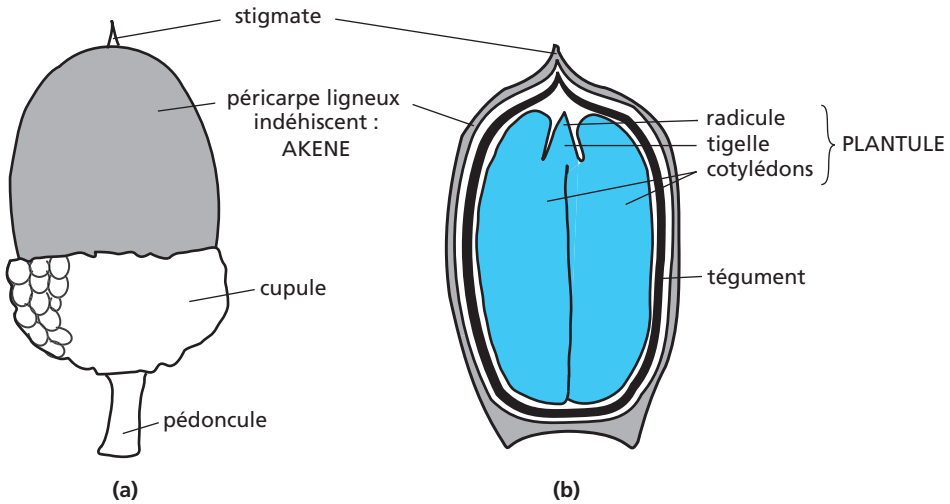


Figure TP12.9 Gland du chêne (fagacée), fruit sec indéhiscent.
(a) morphologie et **(b)** anatomie (cupule enlevée).

➤ Fruits secs déhiscents à un seul carpelle

Deux cas sont rencontrés en fonction du nombre de fentes de déhiscence (figure TP12.10). Les **follicules** (photo 1, cahier couleur p. 29) s'ouvrent par une seule fente, la ligne de suture des deux bords du carpelle : **déhiscence suturale** (renonculacées : hellébore, populage ; crassulacées : orpin, joubarbe). Les **gousses ou légumes** (photos 2, 3 et 5, cahier couleur p. 29), fruits caractéristiques des fabacées (auparavant nommées légumineuses) s'ouvrent selon deux fentes, la suture carpellaire et une ligne opposée qui passe par le milieu du carpelle : **déhiscence suturale et loculicide**.

➤ Fruits secs déhiscents à deux carpelles, la silique des brassicacées

La **silique** est un fruit constitué de deux carpelles ouverts (figure TP12.10 et photos 6 et 8, cahier couleur p. 29). La subdivision en deux du stigmate atteste des deux carpelles. C'est une capsule. À maturité, une coupe transversale de l'ovaire montre deux loges et des ovules insérés sur les parois du fruit (placentation pariétale). La loge carpellaire, initialement unique est ensuite subdivisée par une fausse cloison. À maturité, ce fruit s'ouvre selon quatre fentes situées de part et d'autre des placentas : **déhiscence paraplacentaire ou valvaire**. Cette ouverture isole deux valves stériles encadrant une lame centrale, la fausse cloison bordée par les placentas qui portent les graines. Les deux valves stériles peuvent se détacher et seule la fausse cloison rattachée au pédoncule subsiste à maturité (par exemple les bouquets séchés de monnaie-du-pape).

On nomme **silicules** des fruits identiques mais dont la longueur est moins de quatre fois supérieure à la largeur (photos 4 et 7, cahier couleur p. 29).

Les siliques sont les fruits des brassicacées. Quelques papavéracées (grande chélidoine ou herbe aux verrues) en présentent également.

➤ Fruits secs déhiscents de type capsule

Diversité de la forme de l'ouverture (figure TP12.11)

Chez le pavot, le coquelicot (Papaveracées) ou chez le muflier (Scrophulariacée), la capsule s'ouvre par des orifices circulaires ou pores sous le stigmate : **déhiscence poricide** (photo 2, cahier couleur p. 30).

Chez de nombreuses caryophyllacées (œillet, silène…) et chez la primevère (primulacée), la capsule s'ouvre à son sommet par un nombre variable de dents : **déhiscence denticide** (photo 1, cahier couleur p. 30).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

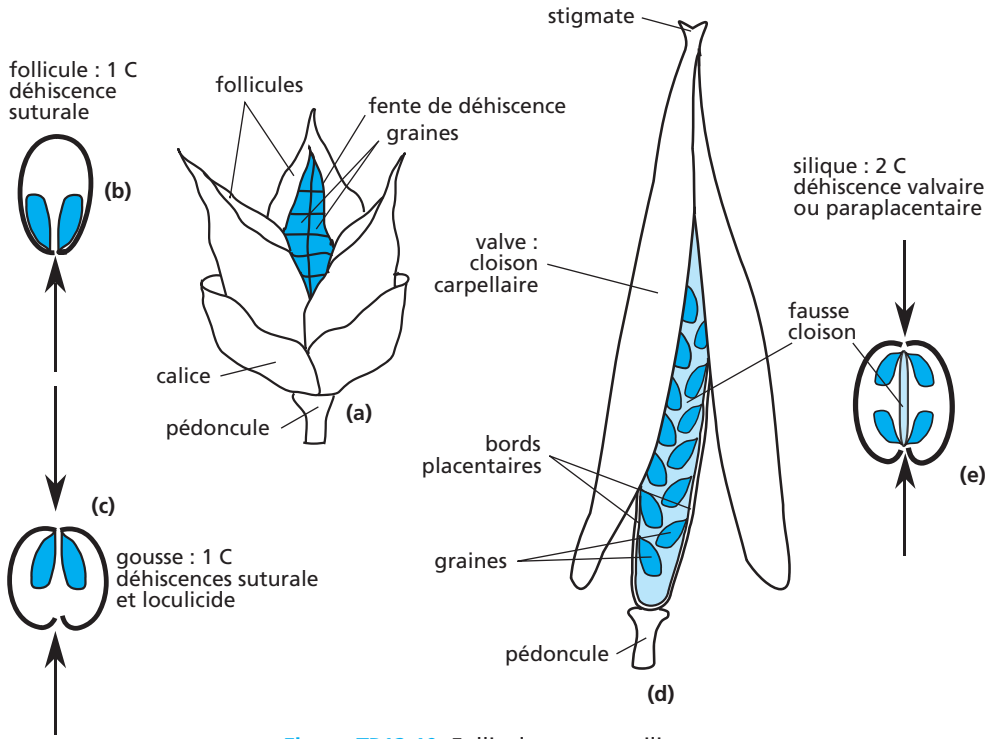


Figure TP12.10 Follicule, gousse, silique.

(a) morphologie de follicules d'hellébore ; **(b)** coupe transversale d'un follicule ; **(c)** coupe transversale d'une gousse ; **(d)** morphologie d'une silique de brassicacée ; **(e)** coupe transversale d'une silique.

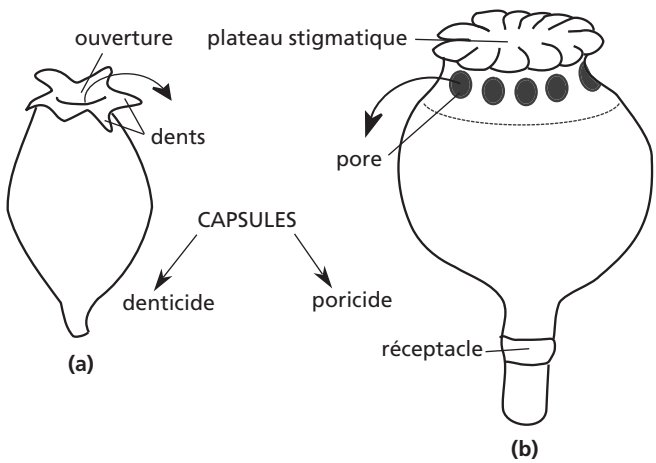


Figure TP12.11
Capsules à déhiscence denticide et poricide.

(a) silène (caryophyllacée) ; **(b)** pavot (papaveracée).

Dans de nombreux cas, la déhiscence se réalise selon une ou plusieurs lignes (voir les exemples précédents et suivants).

Diversité de l'orientation de la ligne de déhiscence

Chez le pourpier potager (portulacacée) et chez le mouron rouge (primulacée), la capsule sphérique, nommée **pyxide**, s'ouvre selon une fente transversale, équatoriale ou non (figure TP12.12 et photo 3, cahier couleur p. 30). Cependant la plupart du temps la (ou les) fente(s) de déhiscence est(sont) longitudinale(s).

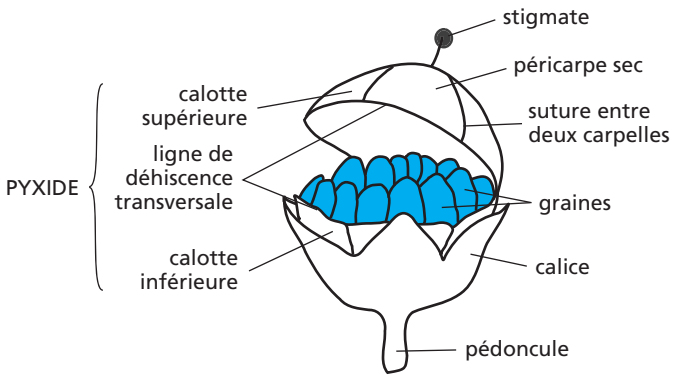


Figure TP12.12 Pyxide.

Diversité des modes de déhiscence selon des fentes longitudinales (figure TP12.13)
Selon la situation de la fente longitudinale d'ouverture, on distingue des capsules :

- à déhiscence loculicide (photo 4, cahier couleur p. 30) : ligne au milieu du carpelle, selon sa nervure principale (véronique scrophulariacée, tulipe liliacée, narcisse amaryllidacée) ;
- à déhiscence septicide (photo 6, cahier couleur p. 30) : plan séparant en deux parties la cloison radiale mitoyenne de deux carpelles (millepertuis hypericacée, scrofulaire scrophulariacée).

Parfois une capsule présente plusieurs types de déhiscence. C'est le cas du bouillon-blanc (scrophulariacée) dont la capsule à deux loges est à déhiscence loculicide et septicide. Enfin, la capsule du Datura (solanacée) est à déhiscence loculicide, septicide et septifrage. Les graines demeurent rattachées à une colonne centrale alors que les restes des cloisons radiales et de la paroi extérieure tombent.
Le tableau TP12.1 résume les divers cas de déhiscence rencontrés.

Tableau TP12.1 Diverses modalités de déhiscence des fruits secs.

Selon la forme de l'ouverture	Déhiscence poricide	Capsule du coquelicot
	Déhiscence denticide	Capsule de l'œillet
	Déhiscence selon une ligne	Voir ci dessous
Selon l'orientation de la ligne	Fente transversale (capsule = pyxide)	Pyxide du mouron rouge
	Fente longitudinale	Voir ci-dessous
Selon la situation de la fente longitudinale	Déhiscence suturale	Follicule d'hellébore
	Déhiscence paraplacentaire ou valvaire	Silique et silicules des brassicacées
	Déhiscence loculicide	Capsule de tulipe
	Déhiscence septicide	Capsule de millepertuis
	Déhiscence multiple	Gousse de haricot, capsule de bouillon-blanc

c) Divers types de fruits secs indéhiscents, akènes

➤ **Akènes** simples monospermes (photos 7 et 8, cahier couleur p. 30 et photos 1 à 3, cahier couleur p. 31)

Il s'agit des fruits secs de nombreuses renoncules (renonculacées). Parfois ils peuvent présenter une aigrette ou pappus, couronne de poils constituant un « parachute » (nombreuses astéracées) permettant son transport par le vent (**anémochorie**) (figure TP12.14a et photo 2, cahier couleur p. 31).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

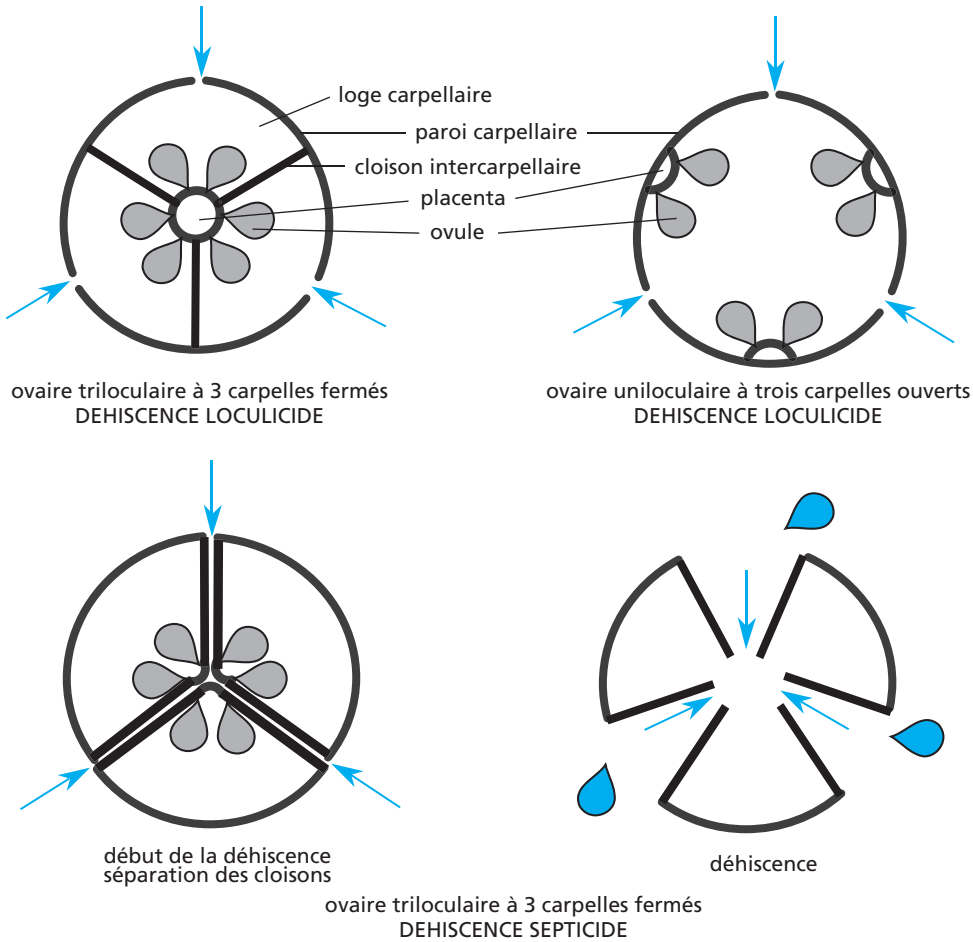


Figure TP12.13 Capsules à déhiscence loculicide ou septicide.

➤ **Nucules** : akènes entourés par un involucre

Nous avons déjà exposé l'exemple du gland du chêne (photo 5, cahier couleur p. 31). Sa base est entourée par une pièce en forme de coupe, la cupule.

Les châtaignes (châtaignier, fagacée) (photo 4, cahier couleur p. 31) sont regroupées en petit nombre dans une bogue qui est une cupule épineuse. Chaque châtaigne est couronnée par des restes de calice et de stigmate. Il s'agit donc d'un fruit, sec indéhiscent. La bogue est une formation supplémentaire qui enferme quelques fruits. Elle ne doit pas être confondue avec la capsule épineuse du marronnier d'Inde (hippocastanacée). Les marrons ne comportent aucun reste floral. Leur analyse révèle leur nature de graine. Ces graines sont contenues dans une capsule épineuse à trois loges, à déhiscence loculicide.

Les noisettes (noisetier, fagacée) sont des akènes dont la base est entourée d'une bractée foliacée.

Tous ces akènes qui ont en commun un péricarpe ligneux associé à un involucre sont désignés par le terme de nucule (figure TP12.14b).

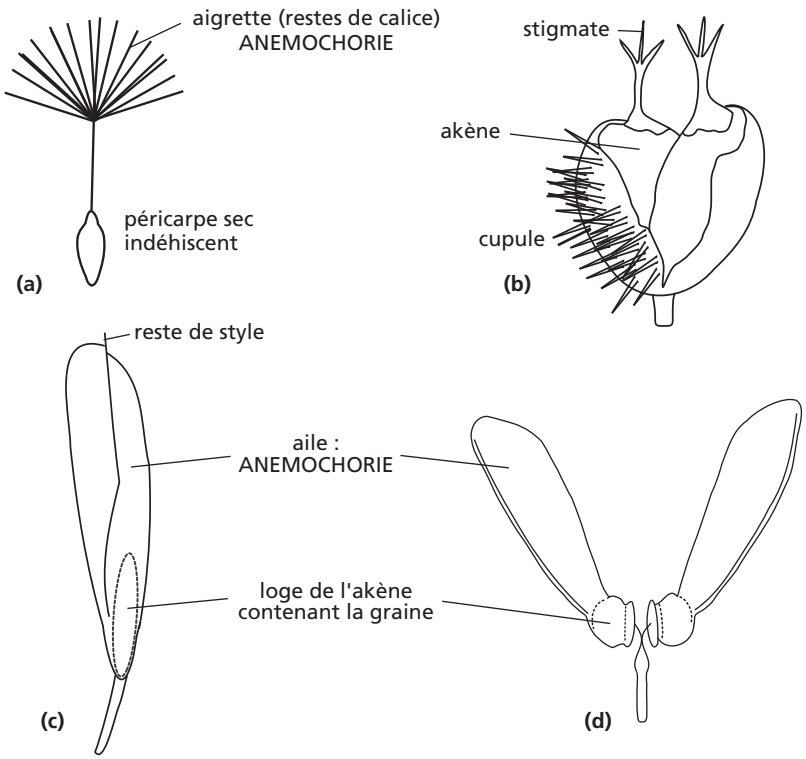


Figure TP12.14 Divers akènes.
(a) akène simple d'Astéracée ; **(b)** nucule de châtaignier ; **(c)** samare de frêne ; **(d)** disamare d'érable.

➤ Akènes comportant une expansion ailée, les **samares** (photo 6, cahier couleur p. 31)

Les akènes du frêne (oléacée) montrent un bord aminci constituant une expansion ailée autorisant son transport par le vent (anémochorie) (figure TP12.14c et d). Ce type d'akène est nommé samare. L'érable (acéracée) présente un fruit composé de deux samares accolées (une disamare). L'orme (ulmacée) possède aussi des samares.

➤ Les **caryopses**, akènes dont le péricarpe et le tégument séminal ne font qu'un (photo 4, cahier couleur p. 1)

Voir *Biologie 1re année*, chapitre 13, § 13.3.2

L'analyse d'un grain de blé ou de maïs (poacées) révèle des restes stigmatiques (figure TP12.15). Il s'agit de fruits, secs indéhiscents, d'akènes. L'analyse de leur structure interne nécessite la réalisation de sections dans divers plans. Elles révèlent la présence d'une plantule munie d'un seul cotylédon, le scutellum. De plus, tigelle et radicule possèdent un étui temporaire, le coléoptile et le coléorhize qui furent l'objet de nombreux travaux sur l'auxèse et les tropismes. Cette plantule est accompagnée d'un albumen dont l'assise externe comporte des cellules renfermant des grains d'aleurone. À l'extérieur de cet albumen, on ne trouve qu'une seule paroi. Elle représente le tégument de la graine et le péricarpe qui sont soudés et ne constituent qu'une seule pièce. Les grains des poacées ne sont donc pas des graines mais des fruits de type akène dont le péricarpe et le tégument séminal sont soudés. On les désigne par le terme de caryopse, fruit caractéristique des poacées.

Observez et analysez quelques fruits secs. Insistez sur ce qui en fait un fruit, de type « sec ». Précisez leur nature exacte.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

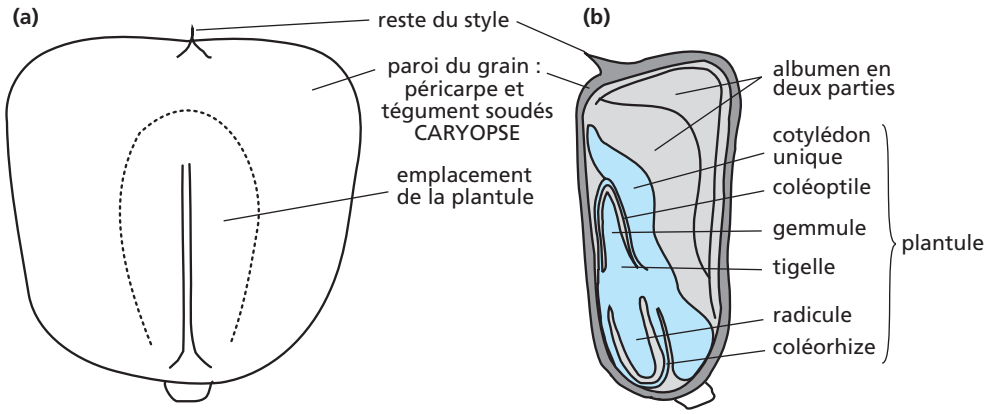


Figure TP12.15 Caryopses.
(a) morphologie externe ; **(b)** coupe longitudinale.

12.3.3 Deux grands types de fruits charnus, baies et drupes

La tomate déjà étudiée auparavant, un grain de raisin (vitacée), une myrtille (éricacée), une groseille (grossulariacée) sont des fruits dont le péricarpe totalement charnu renferme des graines (pépins). Ce sont des **baies** ou fruits à pépins (figure TP12.16a et photos 1, 2, 4 et 5, cahier couleur p. 32). Les agrumes (rutacées), oranges, citrons… en sont aussi. Leur partie charnue comestible est subdivisée en quartiers qui sont les carpelles. Elle est constituée par d'énormes poils cellulaires développés par l'endocarpe remplissant la loge carpellaire. Ces cellules hypertrophiées sont gorgées de substances sucrées. La « peau », c'est-à-dire l'épicarpe et le mésocarpe contiennent de nombreuses poches sécrétrices, bien visibles, contenant une essence odorante.

Une cerise, une pêche, une prune (rosacées) sont également des fruits charnus. Cependant, une partie de leur péricarpe, l'endocarpe, est lignifiée en un noyau qui contient en général une graine. Ce sont des **drupes** ou fruits à noyau (figure TP12.16b et photos 3 et 6, cahier couleur p. 32).

Tous ces fruits ont en commun le fait de posséder un péricarpe constitué d'un abondant parenchyme vacuolisé, riche en eau et en glucides de type ose ou dioside. Ces substances ont-elles valeur de **réserves** ? Une réserve est une substance mise en place par anticipation et qui sera utilisée ultérieurement. Les substances contenues dans le péricarpe des fruits charnus ne sont pas utilisées par les graines. Elles pourraient d'ailleurs dans certains cas inhiber leur germination. Elles sont cependant, avec les couleurs de l'épicarpe, des signaux attractifs pour des vecteurs animaux comme les oiseaux frugivores. Ces derniers en ingérant le fruit vont rejeter les graines avec leurs fèces. Le passage dans le tube digestif est d'ailleurs bénéfique en ce sens qu'il peut lever des inhibitions du développement de la graine. Ces substances sont dans ce cas utiles et utilisées à la dissémination de la graine. On peut, sous cet angle, les considérer comme des réserves.

Enfin remarquons qu'il faut analyser ces caractéristiques avec beaucoup de soin. La datte (dattier, musacée) est un fruit charnu qui comporte une partie centrale dure que l'on qualifie souvent, à tort, de noyau. Il s'agit d'une graine à albumen corné. La datte n'est donc pas une drupe, fruit à noyau, mais une baie. De même, on aurait tendance à ranger la noix (noyer, juglandacée) dans les fruits secs. C'est oublier la morphologie du fruit sur l'arbre, ou lors de son abcission. Une partie charnue verte, le brou, entoure la noix que l'on trouve dans le commerce. Il s'agit en fait d'une drupe dont le noyau renferme une graine que l'on mange.

Terminons par une utilisation impropre du mot « baie » pour désigner les bractées charnues qui entourent partiellement les graines du genévrier commun. Cet arbuste qui est une pinophyte ne possède pas d'ovaire. On ne peut donc parler de baie car ce terme désigne un fruit, organe spécifique des angiospermes.

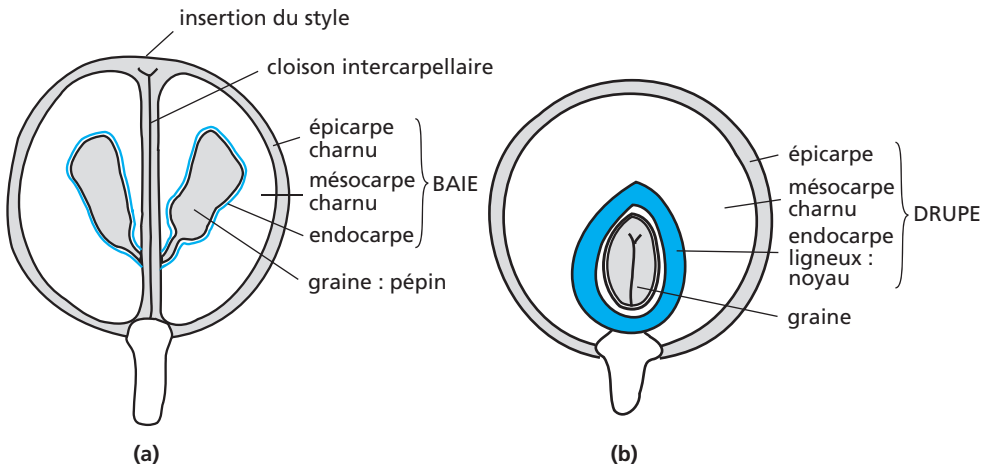


Figure TP12.16 Fruits charnus : baie et drupe.
(a) raisin ; **(b)** cerise.

Observez et analysez quelques fruits charnus. Insistez sur ce qui en fait un fruit, charnu. Précisez leur nature exacte.

12.3.4 Fruits multiples et fruits complexes

a) Fruits multiples

Il s'agit de fruits rencontrés dans l'analyse précédente mais qui restent groupés sur le réceptacle floral ou inflorescentiel. Le pissenlit présente des polyakènes, tout comme la benoîte (rosacée). De même la mûre, fruit de la ronce, et la framboise (rosacées) sont des polydrupes, résultant de la transformation des multiples carpelles portés par le réceptacle en forme de dôme (figure TP12.17 et photo 3, cahier couleur p. 32).

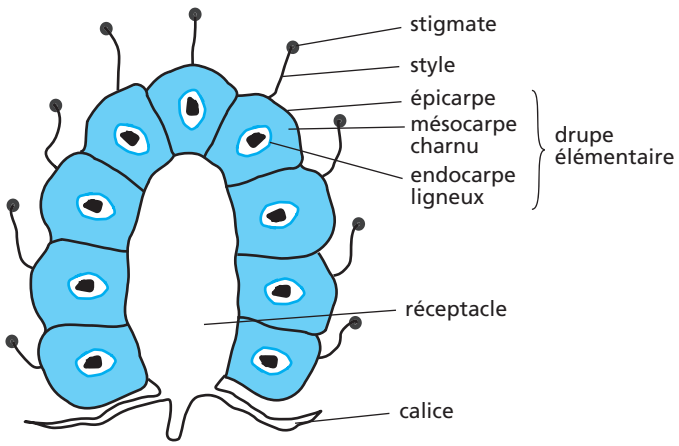


Figure TP12.17 Polydrupe du framboisier.

b) Fruits complexes

La famille des rosacées montre des fruits de divers types. Nous en avons déjà vu plusieurs exemples (drupes de cerisier, de prunier, de pêcher, polydrupe de roncier, polyakène de benoîte…).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

La fraise apparaît à chacun comme un fruit charnu (figure TP12.18a). Cependant, nous n'y observons pas de pépins ni de noyau. L'analyse de la morphogenèse de ce fruit montre que c'est le réceptacle floral et non le gynécée qui devient charnu et se gorge de réserves sucrées et hydratées. Il porte à sa surface, régulièrement implantés, des akènes, qui résultent de la transformation des nombreux carpelles libres portés par le réceptacle. Au sens comestible, la fraise est un fruit charnu, au sens botanique, c'est un polyakène.

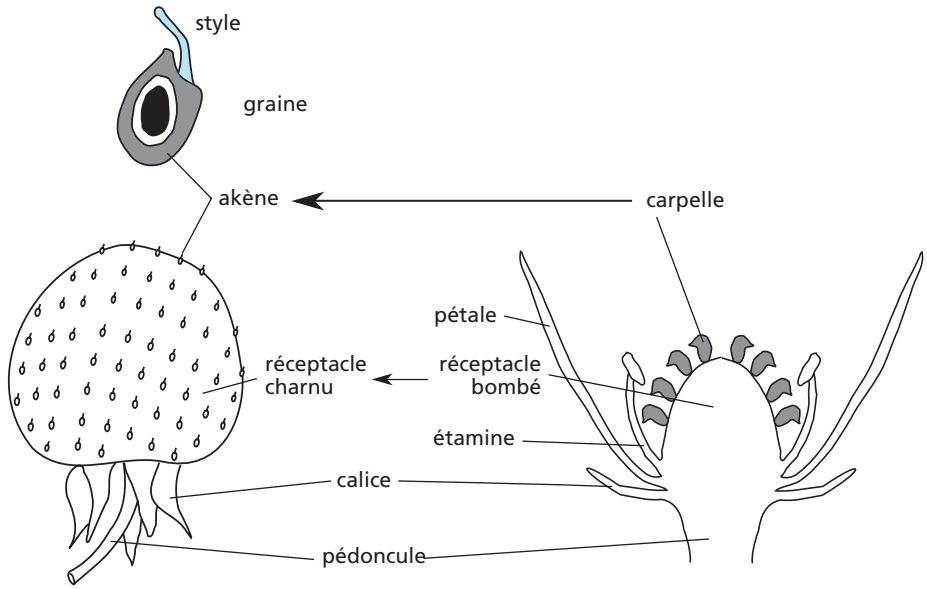


Figure TP12.18 La fraise.
(a) fruit ; **(b)** représentation schématique de la fleur.

La pomme porte, à l'opposé de son pédoncule, des restes de calice, ce qui indique un ovaire infère. Les coupes transversales et longitudinales révèlent parfois deux types de « chair » (figure TP12.19 et photo 7, cahier couleur p. 32). Le suivi du développement montre que la partie charnue provient à la fois du conceptacle et de la paroi ovarienne (ovaire infère adhérent). Enfin, quand on épluche une pomme on doit enlever une partie interne coriace qui délimite une loge contenant une graine. Nous sommes en présence d'un noyau. La pomme, au sens botanique, est une pentadrupe (polydrupe). Sur le plan comestible, s'y ajoute la partie charnue due à la transformation du conceptacle.

Le cynorrhodon (photos 8 et 9, cahier couleur p. 32), fruit du rosier, présente une paroi charnue (on en fait des confitures). Là encore, c'est le conceptacle de la fleur qui devient charnu. Il abrite de multiples akènes séparés (ovaire infère libre). On est en présence des mêmes conclusions que dans le cas du fraisier (fruit charnu au sens comestible, polyakène au sens botanique). Bien d'autres exemples ne peuvent être compris que par le suivi du développement du fruit. L'ananas (broméliacées) résulte de la transformation et de la coalescence de l'axe inflorescentiel, des bractées et des baies qui sont les fruits élémentaires. On parle d'infrutescence.

12.3.5 Guide pour l'analyse d'un fruit

- Recherchez les restes de pièces florales pour conclure à la transformation de l'ovaire. Notez, si possible, la position du calice (ou de la corolle ou de l'androcée) pour conclure à propos du type d'ovaire transformé, infère ou supère.
- Si le fruit est multiple, commencez par analyser un fruit élémentaire.

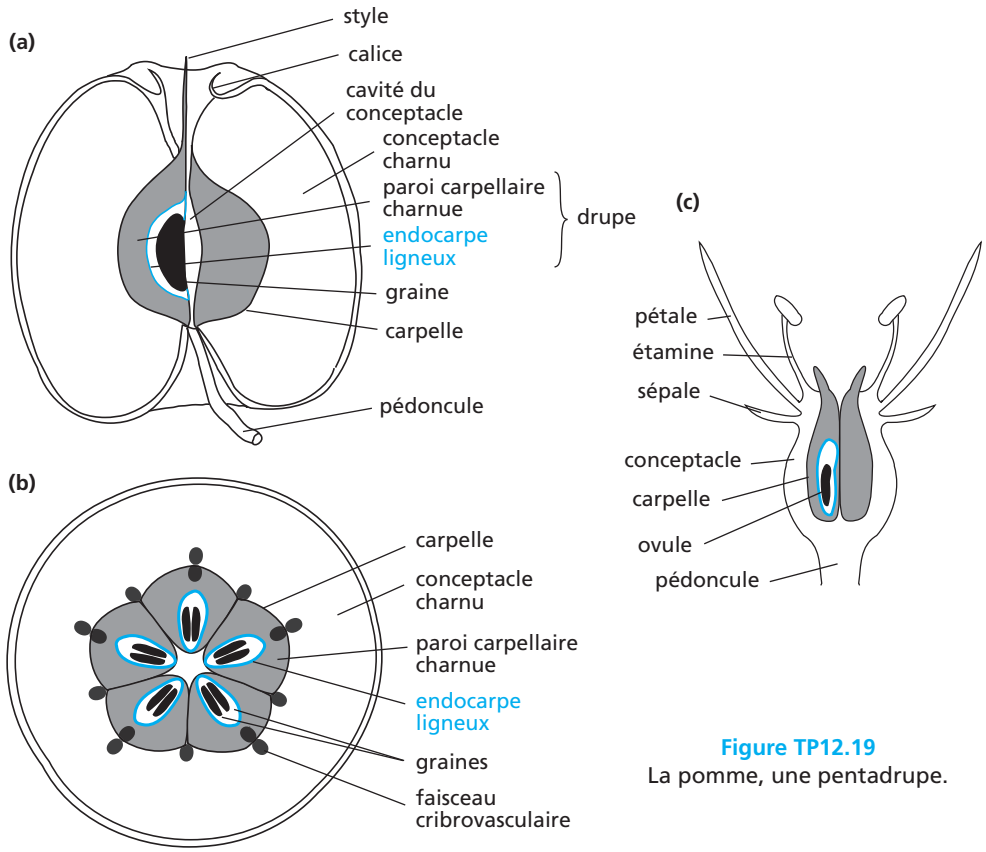


Figure TP12.19
La pomme, une pentadrupe.

- Intéressez-vous à la consistance du péricarpe. On peut, en général, assez facilement distinguer un fruit sec d'un fruit charnu.
- Quand ce grand type a été déterminé, suivez la clé exposée dans les chapitres précédents. Pour les fruits secs, recherchez leur caractère déhiscent ou indéhiscent. Utilisez ensuite les données exposées ci-dessus pour préciser. Pour les fruits charnus, une coupe vous permet de différencier drupe ou baie.
- Les fruits renferment des graines que vous étudiez également.
- L'analyse des fruits complexes nécessite le plus souvent leur connaissance préalable.

12.3.6 Principales caractéristiques des fruits

Un fruit résulte de la transformation de l'ovaire après la fécondation. C'est un organe caractéristique des angiospermes. À maturité, soit il est transporté par un vecteur du biotope et participe à la dissémination des graines qu'il contient (fruits charnus, samares, divers akènes crochus), soit il reste sur la plante-mère et après déhiscence ou dégradation il libère les graines qui sont disséminées.

Remarques :

Nous avons vu au § 12.3.4 que certains fruits sont complexes et qu'il peut ne pas y avoir accord entre la définition du botaniste et celle du consommateur. Enfin, certains fruits résultent de la transformation de l'ovaire sans fécondation effective. On parle de **fruits parthénocarpiques**. Chez certaines Orchidacées, seule la pollinisation (sans développement du pollen) peut déclancher cette transformation. Dans d'autres cas, elle a lieu sans pollinisation. Ces fruits sont dépourvus de graines. C'est le cas de diverses variétés d'agrumes, de bananes…

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

12.4 DEVENIR DES GRAINES, DISSÉMINATION ET GERMINATION

12.4.1 Graines, fruits et dissémination de l'espèce

Il ne s'agit pas de développer de façon exhaustive cette question mais de reprendre certains exemples cités auparavant.
Disséminer signifie littéralement répandre çà et là. Deux notions sont incluses dans cette définition, celle d'un déplacement, qui se réalise au hasard. Ce déplacement a pour résultat une répartition optimale de l'espèce. Graines et fruits sont des semences (encart TP12.1) qui peuvent être prises en charge par deux vecteurs.

a) Dissémination d'une semence par le vent ou anémochorie

Ce vecteur est efficace pour des semences de petite taille, présentant une surface portante. Les poils de la graine de cotonnier, le parachute des akènes du pissenlit et l'aile des samares sont des adaptations à l'anémochorie.

b) Dissémination d'une semence par les animaux ou zoochorie

➤ Exozoochorie

L'animal emporte « involontairement » une semence qui s'accroche à son pelage ou son plumage. Les akènes crochus de la benoîte ou de la bardane sont facilement pris en charge puis dispersés.

➤ Endozoochorie

Les fruits charnus sont ingérés par un animal frugivore, mammifère ou oiseau. Les graines sont rejetées avec les féces.
Graines et fruits sont des organes bien adaptés à la dissémination.

ENCART TP12.1

Les semences

Au sens le plus courant, une semence désigne tout ce qui se sème. Au sens botanique, ce terme désigne toute partie d'un végétal, qui, après séparation naturelle de la plante-mère peut engendrer un nouvel organisme et participer à la perpétuation de l'espèce et/ou à sa multiplication.
Chez les angiospermes, selon leur origine, on distingue deux types de semences :
– celles mises en place par des processus végétatifs seuls, rhizomes, tubercules, bulbes. Ces semences ont le même patrimoine génétique que le pied qui les a engendrées ;
– celles issues de reproduction sexuée, à savoir fruits et graines. La plantule à l'origine du nouveau pied est génétiquement différente de ses géniteurs.
Les spores des champignons, des mousses et des fougères sont aussi des semences.

12.4.2 Caractéristiques morphologiques de la germination des graines

Les conditions physiologiques de la germination des graines ont été abordées au chapitre 4. Nous présentons ici ses manifestations morphologiques qui revêtent deux aspects.
Chez le haricot (figure TP12.20 et photo 5, cahier couleur p. 1), l'axe hypocotylé subit une croissance importante qui porte les cotylédons au-dessus du sol. On qualifie cette germination d'épigée (du grec *api* : au-dessus et *gée* : la terre). Les cotylédons se flétrissent en se vidant de leurs réserves et deviennent verts avant de tomber. L'épicotyle se développe en portant une paire de feuilles simples opposées puis des feuilles alternes composées qui confèrent à la jeune plante son autonomie trophique.
Chez le pois (figure TP12.21 et photo 6, cahier couleur p. 1), de la même famille que le haricot et chez le maïs (poacée) (photo 7, cahier couleur p. 1), les cotylédons restent dans le sol ou à sa surface. La croissance de l'hypocotyle est faible. L'axe caulinaire est dû au développement de l'épicotyle. Cette germination est qualifiée d'hypogée.

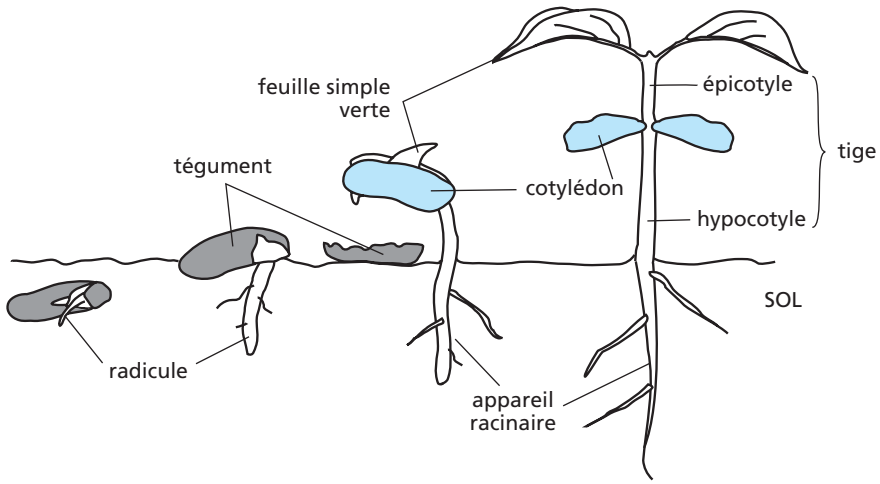


Figure TP12.20 Diverses étapes de la germination épigée du haricot (fabacée).

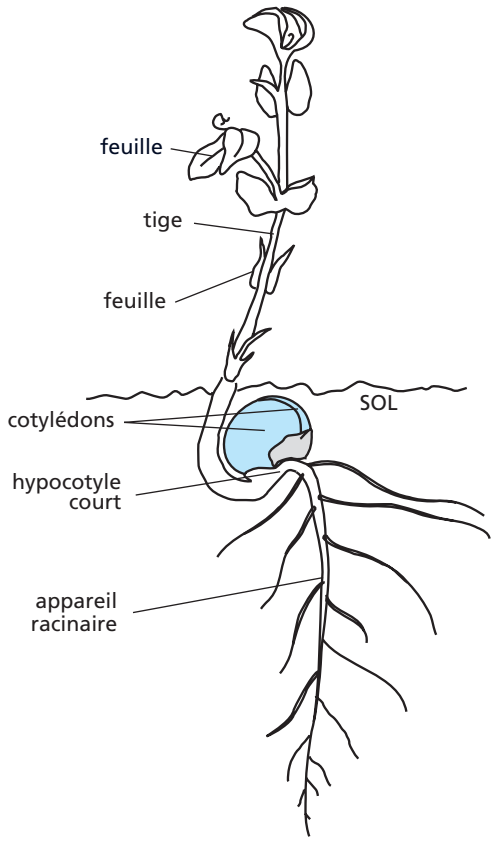


Figure TP12.21 La germination hypogée du pois (fabacée).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

CONCLUSION

Une graine est un organe spécifique des spermatophytes, protégé par un ou deux téguments. Elle contient une plantule et des réserves situées dans les cotylédons ou l'albumen. Elle présente un état déshydraté, fréquemment associé à une dormance, véritable « verrou de sécurité » contrôlant le développement.
Un fruit résulte le plus souvent de la transformation de l'ovaire après fécondation. La paroi ovarienne se transforme en un péricarpe sec ou charnu. Le fruit est spécifique des angiospermes.
Les graines libérées par les fruits ou les fruits eux-mêmes peuvent être pris en charge par des vecteurs abiotique (vent) ou biotique (animaux). Ce sont des organes de dissémination.
Au terme de ce transport, quand les conditions de biotope sont réunies et quand la dormance est levée, la graine germe. Selon l'importance de la croissance de l'hypocotyle, on distingue une germination hypogée et une germination épigée.

Fiches méthode

Gérer le passage de 1re en 2e année

Vous êtes admis en BCPST2. Bravo ! Une étape est franchie mais ce n'est là qu'une étape. La seconde année est celle des concours et leurs épreuves, écrites comme orales, portent sur le programme des deux années de la classe préparatoire. Plusieurs points importants doivent être notés.

En deuxième année, chaque programme d'interrogation (ou programme de Kholle) de SVT porte sur deux semaines d'enseignement du programme de BCPST2 auxquelles s'ajoute celui de trois semaines d'enseignement du programme de BCPST1 constituant des révisions ; ces programmes de Kholles sont donc volumineux.

Le rythme des Kholles et des devoirs surveillés est élevé (2 Kholles et 1 devoir surveillé par semaine). Des devoirs « maison » peuvent s'y ajouter.

Au cours de l'année, les devoirs surveillés voient leurs sujets se rapprocher de plus en plus de sujets de concours et porter sur une part de plus en plus grande du programme.

Les cours de deuxième année reprennent et complètent souvent des notions ouvertes en première année. Une bonne compréhension du cours exige donc que vous arriviez en deuxième année en ayant revu le cours de première année.

La masse de travail personnel à fournir est donc importante. Pour réussir à intégrer une Grande École, un étudiant de CPGE doit donc être acquis à l'idée d'un travail soutenu et d'un effort continu de longue durée (sur 2 ou 3 années). Il faut considérer qu'il est possible d'intégrer dès la première tentative et n'envisager le redoublement qu'en cas de nécessité (en cas d'échec ou pour obtenir une école plus conforme à ses souhaits). Réussir suppose donc, outre l'aptitude au travail, une motivation de tous les instants et une bonne solidité physique et psychologique. Ce sont d'ailleurs les qualités qui sont requises pour le métier que vous avez choisi.

Enfin, il n'y a pas de discipline accessoire. Dans un concours, tous les points comptent et la différence entre les candidats dépend des points obtenus dans toutes les matières : l'intégration dans une école plutôt qu'une autre peut être due à un demi point glané en géographie ou en langue vivante 2.

Alors que faire pendant vos vacances d'été pour optimiser vos chances de réussite ?

1. Entretenez vos connaissances et reliez les autant que possible à du concret

Où que vous passiez vos vacances : entretenez vos connaissances et reliez-les autant que possible à du concret ! Pensez à la mise en pratique des cours et TP à contenu naturaliste. Vous pourrez alors observer, réfléchir, lire et vous intéresser à…

➤ La géologie

Il existe des Guides Géologiques Régionaux (entre autres la série des *Guides Rouges*, Éditions Masson) pour chaque région de métropole. Vous pouvez les consulter pour tracer vos itinéraires de promenades et, marteau de géologue en main, récolter des échantillons. À la rentrée, pensez à les apporter au laboratoire des SVT pour leur identification à condition qu'ils soient de taille significative et en précisant le lieu (exact et pas approximatif) de leur collecte.

La carte géologique de la France éditée par le BRGM est un extraordinaire document qui recèle des informations multiples. Sa présentation est faite en 1re année,

mais elle resservira en 2e année. L'acquisition de ce document est vivement recommandé. Et le temps des vacances peut vous permettre d'approfondir son analyse, de vous pencher sur les particularités de votre région, de votre lieu de vacances… Vous pourrez conserver ce document, son observation vous révélera pendant longtemps des points que vous n'aviez pas vus auparavant.

➤ **La flore**

Il n'y a pas de « honte » à se promener avec sa **flore**, une **loupe** et une forte **épingle** de nourrice en guise de pince à dissection ; c'est même vivement conseillé ! C'est là l'occasion :

– **d'identifier** les familles, les genres et les espèces les plus communes ;
– de constituer un **herbier** (voir la fiche méthode n° 2) ;
– d**e reconnaître** les arbres et les arbustes (port, feuilles, écorce) fruitiers et forestiers à la faveur de promenades champêtres ou forestières ;
– **de visiter** et revisiter **jardins potagers, vergers, grandes cultures** pour y reconnaître les plantes cultivées les plus communes, leurs fruits, leurs graines sans oublier les plantes sauvages (« mauvaises herbes ») qui les accompagnent. Ne s'agit-il pas là de connaissances attendues d'un étudiant de classe préparatoire agronomique ?

Outre la « Bonnier » existent des flores illustrées très bien faites au format poche et des « Guides Naturalistes » régionaux qui permettent de confronter votre diagnostic à des illustrations de bonne qualité. Enfin, il existe des guides de jardinage dans lesquels vous retrouverez la systématique des plantes courantes des potagers, des légumes que vous mangez couramment. Il n'est pas inutile de connaître leur systématique (famille, genre voire espèce).

➤ **La faune**

Mollusques, crustacés et algues abondent au bord de la mer ou de l'océan, en particulier sur les côtes rocheuses ; les **insectes** sont omniprésents (excepté en milieu marin).

En résumé, la promenade et la randonnée naturaliste sont d'excellentes occasions de mettre en pratique vos cours et travaux pratiques de première année.

2. Ne pas s'interdire de travailler mais le faire en toute sérénité

Revoir les cours de BCPST1 des premiers programmes de Kholle de Spé permet de prendre un peu d'avance et d'aborder plus confortablement la classe de BCPST2.

3. Réfléchir au thème de TIPE (voir fiche méthode 3).

Arriver en 2e année avec quelques sujets possibles évite une perte de temps. Vous consacrerez ainsi davantage de temps à l'élaboration du TIPE et à vos révisions.

➤ **Quelques ouvrages conseillés pour vos promenades naturalistes**

Guides géologiques régionaux (Masson)

Guide Clause Vilmorin du jardin (Nathan)

Guides Delachaux et Niestlé (Turquier, Bournérias et Pomerol)

Carte géologique de la France (BRGM)

France : guide géologique (BRGM)

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Réaliser un herbier

Réaliser un herbier demande de la patience et un soin minutieux, mais c'est une activité dont le résultat qui présente un indéniable aspect esthétique nécessite d'identifier les plantes rencontrées et offre donc l'occasion d'apprendre à les identifier. Ce faisant, les espèces les plus communes deviennent rapidement familières au botaniste débutant, pour peu qu'il entretienne ses connaissances par une pratique régulière.

Voici quelques principes pour constituer un herbier :

1re étape : la collecte d'un spécimen représentatif

Pour cela, il faut bien sûr identifier l'espèce (usage d'une flore). Une récolte par temps sec est préférable : le temps de séchage ainsi que les risques de moisissures seront réduits. Choisissez un spécimen bien représentatif, avec idéalement (pour les phanérogames) un bouton floral, une fleur épanouie et éventuellement des fruits. Si besoin, prélevez plusieurs segments de tiges permettant de réunir les caractéristiques essentielles du végétal.

2e étape : l'étalement et le séchage

La plante bien étalée est mise à sécher sous presse entre deux feuilles de papier (ex : papier journal, annuaire téléphonique). Pensez à changer fréquemment ces papiers car dès qu'ils sont humides, l'envahissement par des moisissures est possible. Comptez au moins une à deux semaines pour un séchage correct et prévoir un séchage plus long avec changement fréquent des papiers pour les plantes épaisses ou mouillées. Un bon étalement est essentiel car il permet de présenter les caractéristiques de la plante, en particulier ses critères d'identification.

3e étape : le montage et la fixation

Le spécimen sec est positionné au centre d'une feuille de papier à dessin ou de papier épais assez rigide. La fixation est assurée par un ruban adhésif ou un ruban kraft gommé. Attention, certaines qualités de ruban adhésif vieillissent mal.

4e étape : l'étiquetage

La présentation du spécimen conservé est indispensable. Rédigée sur une étiquette collée sur la feuille support, elle comporte deux rubriques :

– l'identification du spécimen : nom scientifique (genre, espèce) et nom vernaculaire, famille ;

– la date et le lieu de récolte.

Cet étiquetage peut être éventuellement complété par une photographie du spécimen dans son milieu de vie.

L'herbier achevé peut être relié sous forme de classeur, chaque feuille étant insérée sous pochette plastique perforée. Rassembler les plantes par famille ou par milieu (ex. : littoral, dune, prairie de fauche, pâture, chênaie, hêtraie, alpage, montagne).

Attention Un herbier est fragile : il doit être conservé au sec et les spécimens conservés – très cassants – doivent être consultés avec soin et malgré cela, ils doivent être parfois remplacés. Enfin, il faut éviter de collecter les bulbes et racines ainsi que les espèces protégées. Rappelons qu'il ne pas faut prélever les espèces rares dans un site ni dans les réserves et parcs naturels.

Le tableau ci-dessous donne une liste de plantes herbacées communes qui peuvent être facilement identifiées et conservées en herbier.

Familles	Quelques genres à connaître parmi les plus communs (noms français)
Borraginacées	Bourrache, Consoude, Grémil, Myosotis, Pulmonaire, Vipérine,
Campanulacées	Campanule
Dipsacées	Cardère, Knautia, Scabieuse
Caprifoliacées	Chèvrefeuille, Sureau
Caryophyllacées	Lychnis, Œillet, Saponaire, Silène, Stellaire
Astéracées (= Composées)	Achillée millefeuille, Armoise, Artichaut, Centaurée, Chicorée, Laitue, Lampsane, Marguerite, Matricaire, Pâquerette, Pissenlit, Séneçon, Scorzonère, Solidage
Crassulacées	Sédum
Convolvulacées	Liseron
Brassicacées (= Crucifères)	Alliaire, Capselle, Cardamine, Chou, Giroflée, Moutarde, Radis, Sisymbre
Euphorbiacées	Euphorbe, Mercuriale
Fabacées (= Papilionacées)	Ajonc, Gesse, Genet, Haricot, Lotier, Luzerne, Mélilot, Pois, Sainfoin, Trèfle, Vesce
Fumariacées	Corydalle, Fumeterre
Hypéricacées	Millepertuis
Iridacées	Iris
Labiées	Ballote, Brunelle, Bugle, Gléchome, Lamier, Lavande, Menthe, Robinier, Sauge, Thym
Liliacées	Ail (Genre *Allium*), Jacinthe, Lis, Muguet, Tulipe, Polygonatum
Malvacées	Mauve
Apiacées (= Ombellifères)	Angélique, Carotte sauvage, Grande Berce, Persil
Papavéracées	Chélidoine, Coquelicot
Plantaginacées	Plantain
Poacées (= Graminées)	Avoine, Blé, Brome, Chiendent, Dactyle, Flouve, Ivraie, Orge, Maïs, Paturin, Phléole, Seigle, Vulpin
Renonculacées	Ancolie, Anémone, Clématite, Ficaire, Hellébore, Renoncule
Rosacées	Aigremoine, Benoîte, Cerisier, Fraisier, Potentille, Ronce, Rosier, Pommier, Prunier
Rubiacées	Aspérule, Gaillet
Scrofulariacées	Digitale, Linaire, Mélampyre, Muflier, Scrofulaire, Rhinanthe, Véronique
Solanacées	Belladone, Morelle (genre *Solanum*)

À la liste des genres cités dans le tableau ci-dessus, on peut ajouter les espèces ligneuses suivantes : aulne, bouleau, charme, chênes, châtaignier, épicéa, érables, frêne, hêtre, merisier, noyer, orme, pins, robinier, sapin, sorbier, tilleul sans oublier les arbres fruitiers.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Les T.I.P.E. (Travaux d'Initiative Personnelle Encadrés)

Les T.I.P.E. de deuxième année sont évalués par une épreuve aux oraux de chacun des concours. Ils méritent donc un travail régulier comme les autres disciplines. De plus, le thème national étant connu en fin de BCPST1, la réflexion doit être amorcée avant la rentrée en BCPST2.

1. Choix d'un ou de plusieurs sujets possibles

➤ **Se documenter sur le thème général**

Cette approche est possible avant la rentrée en BCPST2. Il s'agit de comprendre le thème à travers des lectures générales, des recherches de définition des termes. Il faut aussi vous poser le problème des limites du thème de manière que le sujet choisi s'inscrive bien dans le cadre officiel.

➤ **Connaître sa sensibilité**

Pour le choix d'un sujet précis dans le thème, il faut décider dans quel domaine vous avez envie de travailler. Cela peut être la géologie ou la biologie (ou les deux domaines) ; dans ce dernier cas, le sujet peut traiter des écosystèmes, des paysages ou, à un autre niveau, des individus, d'une population. Vous pouvez aussi préférer travailler sur des sujets concernant les animaux, les végétaux, les micro-organismes ou l'Homme.

➤ **Réfléchir à des sujets potentiels**

Comme le rappelle le texte officiel (voir en fin de fiche), le sujet doit donner lieu à des observations, des mesures, des mises en forme de données ou/et des expériences. Il est fortement conseillé de choisir un sujet faisant une large part à l'analyse quantitative comportant l'étude de paramètres qui vous permettront de mettre en œuvre des protocoles dont les résultats pourront être clairement exprimés.

Attention, il faut savoir si les mesures ou expériences sont réalisables et donc tenir compte des possibilités du laboratoire, de ce qui est légalement autorisé et du coût éventuel.

Le sujet doit être concret et réaliste. Le TIPE se déroule pendant la période hivernale, cela peut poser des problèmes de matériels frais et d'observations sur le terrain.

On ne vous demande pas de mettre en évidence un phénomène nouveau mais de chercher à répondre logiquement à des questions précises.

2. Planifier son année

➤ **Phase de réflexion et de documentation**

Une fois un sujet choisi, il faut faire une recherche bibliographique pour l'appréhender scientifiquement sans pour autant se perdre dans les détails de recherche fondamentale. Notez au fur et à mesure les références des sources et, par un court résumé, ce qu'elles apportent à votre sujet. Il peut être nécessaire de contacter des entreprises ou des laboratoires pour avoir des conseils de faisabilité, des précisions techniques. Le courrier électronique permet une prise de contact et des échanges rapides ; il est à préférer dans un premier temps au téléphone.

➤ Phase de réalisation

Dans chaque expérience, il faut prévoir un témoin, les facteurs que l'on va faire varier (un seul à la fois si possible) et penser aux traitements des données, prévoir aussi combien de fois réaliser une expérience pour vérifier la reproductibilité et permettre un traitement statistique (moyenne, écart type…)

Il ne faut pas oublier que lorsque vous travaillez avec du matériel biologique, il y a parfois des surprises (germinations qui ne se font pas, cultures contaminées…). Déterminez clairement la marge d'erreur que vous introduisez, de façon à ne pas considérer comme différentes deux valeurs dont l'écart est inférieur à l'erreur réalisée lors de la mesure.

Une expérience qui ne donne pas les résultats attendus conduit à de nouvelles hypothèses ou à un nouveau protocole.

Pensez à faire des copies de secours de vos fichiers (résultats) ; faites des photos des montages, affleurements, résultats, pour une éventuelle utilisation soit dans le rapport, soit pour l'exposé aux oraux.

➤ Phase de rédaction et de mise en forme

Introduction et conclusion peuvent être faites en dernier car la problématique et le titre évoluent souvent au fur et à mesure que les résultats (positifs ou négatifs) sont obtenus.

En revanche, vous êtes plusieurs dans le groupe et l'un peut se charger de rentrer les données obtenues et de les mettre sous forme graphique pendant que les autres réalisent une manipulation. Le T.I.P.E. est aussi un apprentissage du travail en équipe.

Il n'y a pas de plan privilégié : il dépend de votre travail. Certains T.I.P.E. se glissent parfaitement dans le plan : matériels et méthodes – résultats – discussions. D'autres supportent mieux une rédaction chronologique des expériences en particulier quand ce sont les conclusions de l'une qui déterminent l'expérience suivante. Enfin une rédaction par thème étudié s'avère intéressante quand les expériences sont nombreuses.

Le développement doit être clairement rédigé, avec des phrases courtes.

La bibliographie comporte les manuels ou revues consultés, les sites Web visités et les personnes que vous avez contactées.

➤ Présentation orale

L'exposé doit permettre au jury de bien comprendre vos objectifs, votre implication ainsi que les résultats (et difficultés) rencontrés. Il faut préparer votre présentation orale (5 à 10 minutes d'exposé). Échantillons, maquettes et photos peuvent être utiles pour illustrer et concrétiser votre présentation.

Dans cette deuxième phase, pensez à l'interdisciplinarité : votre professeur de physique-chimie peut vous guider dans vos expériences et mesures et votre professeur de mathématiques peut vous aider dans le traitement des données.

3. Le texte officiel

➤ Le sujet

« L'étudiant choisit un sujet à dominante biologique, à dominante géologique ou mixte. Les T.I.P.E. constituent avant tout des exercices de méthode consistant par exemple à :

effectuer et analyser des observations simples, examiner de façon critique des documents et une bibliographie restreinte aux traités et aux articles en français des

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

revues de grande diffusion, à poser des questions et, pour y répondre, à formuler des hypothèses simples, à réaliser des montages expérimentaux simples (réalisables dans le cadre du laboratoire des SVT du lycée) et à interpréter les résultats obtenus, à élaborer ou présenter des modèles analogiques ou numériques et à les comparer aux faits naturels ou expérimentaux. »

➤ **La documentation**

« Les étudiants utilisent les diverses ressources scientifiques disponibles et facilement accessibles (centres de documentation et d'information, muséums, expositions, médias, revues scientifiques de vulgarisation – attention à l'utilisation excessive d'Internet et des moteurs de recherche). Ils peuvent aussi effectuer, si le projet le nécessite, des visites de laboratoire, d'entreprises ou des travaux de terrain. »

➤ **Le rapport**

« Les travaux se concrétisent par la rédaction d'un rapport comportant de 6 à 10 pages maximum, illustrations comprises (au maximum 20 000 caractères). Les textes et figures sont originaux sauf éventuellement les documents servant de base à la problématique.

Les étudiants effectuent ces travaux de façon individuelle ou bien en petit groupe (le groupe de 3 est conseillé) pour tout ou partie de la recherche. Si le travail a été réparti entre les membres du groupe, la part de chacun doit être précisée mais dans tous les cas, chaque étudiant doit s'engager personnellement sur l'intégralité du projet présenté dans son rapport. »

Les T.I.P.E. totalement bibliographiques sont exclus.

Comment organiser ses révisions

Les révisions constituent une étape fondamentale de vos années de préparation. Des révisions bien conduites sont un facteur important de réussite à un concours ou un examen. Elles seront facilitées par un travail régulier antérieur. Leur organisation demande de votre part une bonne connaissance de votre potentiel (faiblesses dans diverses matières = parties à davantage travailler, temps que vous pouvez consacrer au travail dans une journée) de façon à utiliser au mieux cette période de quelques mois pendant laquelle, en plus de votre travail hebdomadaire, vous devrez revoir deux années de programme.

1. Établissement d'un calendrier réaliste de la période consacrée aux révisions

➤ **Établissez un calendrier réaliste du temps à consacrer à ce travail**

Le début peut être fixé en mars pour des concours qui débutent en mai. Vous devrez dégager dans cette période les plages horaires que vous pourrez véritablement consacrer à ce travail, les heures dans les semaines de cours, les heures de fin de semaine ainsi que les vacances. Pensez que cette période chevauche celle de votre travail habituel, les cours ne sont pas terminés. Ce découpage doit être réaliste, c'est-à-dire basé sur une durée journalière de travail raisonnable, que votre expérience vous a appris à connaître.

➤ **Ménagez-vous des périodes de coupure…**

… que vous consacrerez aux loisirs. En particulier arrêtez-vous quelques jours avant le début des épreuves. N'oubliez pas que vous allez, pour certains d'entre vous, concourir pendant deux voire trois semaines, et subir des épreuves de 6 à 8 heures dans une journée. Il faut arriver reposé au début du concours, sinon vous risquez de vous effondrer avant la fin.

➤ **Pas de révisions de dernière minute**

L'expérience montre que les révisions de dernière minute contribuent davantage à augmenter votre stress qu'à vous apporter un quelconque bénéfice.

Vous avez donc tracé sur un calendrier les plages horaires dont vous disposez. Il faut maintenant leur affecter les rubriques à réviser et calculer le volume horaire dont vous disposez.

2. Estimation du temps à passer pour chaque point du programme

Cette estimation est essentielle et repose sur la connaissance des parties que vous maîtrisez le moins bien.

➤ **Listez toutes les matières que vous devez réviser et attribuez leur un volume horaire**

Les programmes établis pendant l'année par vos professeurs pour les interrogations orales et les DS peuvent vous aider dans cette tache. Dans chaque matière reprenez le programme et découpez le volume horaire de la matière pour chacune des rubriques : quelques heures pour un chapitre bien maîtrisé davantage pour des notions que vous dominez moins.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ **Révisez l'ensemble de votre programme**

Surtout ne faites aucun pronostic sur les sujets qui vous seront posés afin d'écarter certaines parties. Les impasses sont à proscrire pour deux raisons :

– il n'est pas rare de voir des sujets faire appel à des notions similaires d'une année sur l'autre .

– de plus, les connaissances que l'on vous demande d'acquérir ne sont pas seulement destinées à vous sélectionner. Elles constituent une part importante de la formation au métier que vous avez choisi.

3. Réalisation des révisions

Vous connaissez le volume horaire que vous allez consacrer à la notion que vous révisez. Il faut vous y tenir de façon à ne pas accumuler un retard qui sera préjudiciable aux autres domaines.

➤ **Relisez les instructions du programme relatives à la notion** pour vous « imprégner » de l'esprit dans lequel la question doit être traitée.

➤ **Relisez votre cours et retracez** par écrit, de mémoire, **le plan**. Le plan d'un cours vous donne l'ensemble des notions à connaître sur cette question. Vous devez le connaître par cœur de façon à pouvoir, pour une synthèse, savoir ce que vous utiliserez dans cette partie du programme pour répondre à la question posée.

➤ **Retracez par écrit les schémas fondamentaux**.

➤ **Inscrivez dans un cahier à part les grands thèmes de votre programme** qui peuvent faire l'objet de synthèses. Vous pouvez vous inspirer d'anciens sujets, de la liste des sujets d'oraux, pour les définir. Exemples : protéines, ATP, molécules informatives, la feuille des angiospermes, les matrices extracellulaires, les méristèmes, les potentiels transmembranaires, les messagers intercellulaires, les cellules musculaires, le cytosquelette… Le thème matrices extracellulaires, même s'il fait l'objet d'un cours particulier, a des prolongements dans divers autres cours : la paroi végétale, la construction d'un organisme animal, l'auto-incompatibilité chez les angiospermes, la fécondation des mammifères… Replacez dans chacun de ces grands thèmes, les notions du domaine que vous révisez qui s'y rapportent.

➤ **Relisez également les corrections de devoirs** qui portent sur le thème que vous révisez.

À la fin, sans le support de vos notes, consacrez une dizaine de minutes à réfléchir sur ce que vous venez d'apprendre. Vous pouvez établir une liste de mots clés dont vous connaîtrez la définition.

Lorsqu'une grande partie a été revue, prenez par exemple la liste des sujets d'oral consacrés à cette partie. Un certain nombre d'entre eux pourrait faire aussi l'objet d'un sujet d'écrit. Essayez d'en traiter quelques-uns sous la forme d'un plan.

Enfin, prévoyez à la fin des révisions d'une grande partie, un peu de temps pour réciter à nouveau les plans des divers cours, sans l'aide de vos notes, de façon à prendre définitivement la mesure du contenu de cette partie de programme.

Nous insistons sur le fait que la bonne gestion de cette phase de votre préparation au concours est un élément déterminant de votre réussite.

Comment gérer l'oral

Cette épreuve qui porte sur au moins deux semaines doit être particulièrement bien gérée.

1. Établir un calendrier d'oral

Un calendrier vous est remis par le secrétariat du concours commun. Si vous passez plusieurs oraux, des modifications d'horaires de passage sont parfois indispensables. Les diverses administrations des concours s'entendent pour organiser au mieux vos épreuves. Lorsque vous connaissez vos horaires de passage, établissez un planning dans lequel vous incluez des périodes de révision.

Prenez garde au fait que certains d'entre vous commenceront très vite l'oral et pourront avoir deux épreuves le même jour peu de temps après avoir été prévenus. Ménagez vous aussi des plages de loisirs et de repos.

2. Le jour de l'épreuve

➤ Prenez bien en compte le lieu et la date de l'épreuve

Elles n'ont pas toutes lieu au même endroit. Évaluez le temps qu'il faut pour vous rendre à l'endroit où elles se déroulent, en y incluant un temps supplémentaire pour arriver 15 minutes avant l'épreuve afin d'éviter toute fébrilité supplémentaire inutile. Si l'examinateur a pris de l'avance, il pourra vous faire passer plus tôt.

➤ Adoptez une tenue vestimentaire et une attitude adaptées à la situation

Vous êtes dans un contexte professionnel : neutralité dans la façon de s'habiller et civilité dans le comportement sont de rigueur.

Les conseils qui suivent ont déjà été abordés dans la fiche méthode 7 de l'ouvrage de 1re année « Réussir une kholle », notamment en ce qui concerne la préparation et la tenue du tableau.

➤ Choix du sujet

Au concours commun, l'examinateur vous proposera deux sujets. Prenez le temps de réfléchir avant de choisir, ne montrez pas clairement votre refus d'un sujet, cela pourrait susciter des questions à son propos lors de l'élargissement de l'interrogation.

➤ Gérez votre temps de préparation (30 minutes)

À la fin des 30 minutes, quel que soit l'avancement de votre travail, l'examinateur vous demandera de commencer. Sachez que vous préparerez votre oral alors que le candidat précédent expose. Vous avez été entraînés à ce type de situation qui exige une bonne concentration.

➤ Gérez votre temps d'exposé (15 minutes)

Au bout de ce temps l'examinateur vous demandera de vous arrêter. Il est dommage alors de ne pas avoir exposé des notions fondamentales ou la conclusion.

L'interrogation portera sur votre sujet et aussi sur tout autre aspect du programme. Ne soyez pas déstabilisés par les questions, soyez réactifs. Une interruption par l'examinateur peut signifier qu'il admet votre réponse et qu'il préfère passer à autre

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

chose. Sachez que les questions ne sont pas là pour vous desservir mais au contraire pour prendre la mesure de vos connaissances. De multiples questions ne traduisent pas un oral non réussi.

3. La suite de l'oral

À la sortie d'une épreuve, ne la « recommencez » pas. C'est inutile et cela ne fera que vous déstabiliser. Vous passez un concours, aux épreuves multiples. Vous ne pouvez pas en général avoir une image précise de la qualité de vos prestations.
Savoir penser aux épreuves suivantes, ou… à l'issue qui approche est un élément déterminant de votre réussite.

Réussir l'épreuve B du concours AGRO-VETO

L'épreuve B du concours AGRO-VETO, d'une durée de 3 h 30 « permet de classer les candidats sur leur pratique des démarches scientifiques en Biologie. Elle s'appuie fréquemment sur des documents »[1].

Pour réussir cette épreuve, il faut non seulement mettre en œuvre les conseils de la fiche méthode 3 de l'ouvrage de 1re année (Rédiger un devoir de synthèse), mais aussi tenir compte de quelques spécificités.

1. Comprenez ce qui vous est demandé

Le sujet associe le plus souvent un court texte (qui précise le libellé du sujet et quelques consignes) avec un nombre assez important de documents (micrographies, résultats expérimentaux, notamment). « Le sujet conduit les étudiants à exploiter les documents proposés afin d'en tirer des informations qui, confrontées aux connaissances fondent une argumentation structurée »[2]. Cet objectif, différent de celui de l'épreuve de synthèse, facilite certains aspects de votre travail, mais introduit aussi quelques exigences nouvelles.

➤ **Limitez votre étude aux thèmes abordés par le sujet**

Ceux-ci sont souvent indiqués de façon explicite en tête des documents qu'ils regroupent.

Voir *Biologie 1re année*, fiche méthode 1

➤ **Calquez la logique de votre plan sur celle des thèmes retenus par le sujet**

Il s'agit souvent d'une succession de thèmes dont vous vous efforcerez de trouver la ligne directrice. Subdivisez ensuite chaque grande partie comme indiqué dans la fiche méthode 1 de l'ouvrage de 1re année. Là encore, suivez de préférence la logique qui peut être présente dans l'ordre de succession des documents, ce qui suppose bien sûr que vous l'ayez comprise.

Voir *Biologie 1re année*, fiche méthode 5

➤ **Privilégiez l'étude des documents**

Vous ne devez pas rédiger de longs développements de vos connaissances, indépendamment de l'exploitation des documents. Ce que vous avez appris dans vos cours vous permet de formuler les problèmes scientifiques, définir des termes scientifiques, présenter les protocoles utilisés, interpréter les corrélations mises en évidence, resituer un mécanisme dans un contexte plus large que celui du sujet…

Dans ce type d'épreuve, faites aussi appel aux qualités intellectuelles que vous avez développées dans la mise en œuvre de votre T.I.P.E. : curiosité scientifique, rigueur de raisonnement, esprit critique.

2. Organisez votre temps de travail

La gestion du temps de travail est une fois encore une des conditions de la réussite : il faut parvenir à étudier l'ensemble des documents, d'une façon précise en établissant des liens logiques entre les documents d'un même thème.

1. et 2. Les citations sont extraites de la Notice du concours AGRO-VETO.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

➤ **Prenez d'abord connaissance de l'ensemble du sujet**

Cette première lecture est rapide (10 minutes). Elle vous donne un premier aperçu des thèmes à étudier, des liens logiques qui peuvent exister entre eux, de la nature des documents, de leur niveau de difficulté.

➤ **Préparez au brouillon l'analyse des documents**

Approfondissez leur étude, en suivant d'abord l'ordre du sujet. Sur l'énoncé, surlignez d'une couleur les termes à expliquer, les protocoles à commenter et d'une autre les facteurs variants des expériences que vous prendrez en compte lors de l'interprétation. Sur votre brouillon, notez, en abrégé pour ne pas perdre de temps, d'une part les résultats les plus marquants, d'autre part l'exploitation que vous pourrez en faire (résolution d'une partie du problème, rapprochement avec un autre document ou avec un point de vos connaissances). Cette phase est fondamentale pour bien réussir la rédaction du devoir. Vous pouvez lui consacrer 50 minutes, à répartir au *pro rata* de l'importance quantitative de chaque thème.

➤ **Concevez votre plan**

Cette étape peut être relativement rapide (15 minutes), puisqu'elle s'appuie largement sur la logique du concepteur du sujet. Il convient cependant de rédiger des titres clairs qui ne se limitent pas à une succession de numéros de documents. Prévoyez dans quel paragraphe va s'insérer l'étude de chaque document.

Voir *Biologie 1re année*, fiche méthode 2

➤ **Rédigez au brouillon introduction et conclusion**

Suivez les mêmes méthodes que pour un sujet de synthèse. Dans l'introduction, comme vous n'aurez pas à justifier la logique du plan (que vous n'aurez pas choisie), accordez davantage de soin à susciter un intérêt pour le sujet.

➤ **Gardez environ deux heures pour la rédaction définitive et planifiez ce temps de rédaction**

Il est indispensable de traiter tous les aspects abordés dans les documents, ce qui exige une gestion rigoureuse du temps. L'argumentation ne peut être bien construite que si vous avez avez compris les documents auparavant.

3. Rédigez efficacement

➤ **Faites la chasse aux redondances**

Lorsque vous expliquez un protocole, vérifiez que vous apportez des renseignements supplémentaires par rapport à ceux de la légende du document, sinon c'est inutile. Quand vous décrivez les résultats, recherchez la formulation la plus concise, utilisez pour ce faire le vocabulaire scientifique à bon escient.

➤ **Commencez par rapporter des faits avant de conclure**

Par exemple, comparez d'abord les résultats obtenus sur 2 lots différant par un seul paramètre, puis déduisez en les effets de ce paramètre sur le mécanisme étudié.

➤ **Raisonnez avec rigueur**

Par exemple, l'existence d'une corrélation entre deux paramètres ne permet pas de conclure à l'existence d'une relation de cause à effet entre eux. Elle ne permet que d'émettre des hypothèses sur de tels liens, que d'autres expériences éprouveront.

➤ **Collez les documents du sujet si leur exploitation en est facilitée**

Pour exploiter une micrographie, par exemple, vous pouvez choisir de la coller et de la légender sur votre copie plutôt que d'en faire un schéma d'interprétation. Au contraire, il est inutile de coller le document pour montrer que vous avez déterminé graphiquement des valeurs ; le résultat de vos déterminations suffit.

Voir *Biologie 1re année*, fiche méthode 4

➤ **Faites des bilans intermédiaires de ce que vous avez compris**

Il doit y avoir au moins un bilan à la fin de chaque thème, de préférence sous forme d'un schéma de synthèse. Dans la conclusion finale, veillez à ne pas répéter le contenu de ces bilans intermédiaires. Pour cela, efforcez-vous de trouver un nouveau trait d'union entre les différents thèmes du sujet.

Comme le sujet de synthèse, l'épreuve B demande de bien distinguer l'essentiel de l'accessoire, et de savoir construire une argumentation. L'argumentation est fondée ici sur de vrais faits expérimentaux, alors que dans le devoir de synthèse il s'agit souvent de réorganiser l'argumentation développée dans vos cours. Se préparer à l'épreuve B demande de s'entraîner à la fois à analyser des documents et à rédiger de façon claire et concise.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Les dissections animales

Les dissections animales au programme sont peu nombreuses :

➤ **Vertébrés**

• Souris : morphologie générale, organes de la région thoracique, dissection des appareils urinaires et génitaux, organisation générale de l'encéphale en place.
• Grenouille, poisson : organisation comparée de deux appareils respiratoires, relations avec l'appareil circulatoire au niveau du cœur.

➤ **Invertébrés**

• Criquet : morphologie générale, pièces buccales, extraction et montage des trachées.
• Écrevisse : morphologie, mise en évidence du système nerveux, étude des appendices.
• Moule, escargot : coquille, animal hors de sa coquille, appareil respiratoire, étude comparative.
• Insectes : odonates, coléoptères, diptères, hyménoptères. Morphologie, montage des pièces buccales, ailes, développement.

Cet exercice est parfois négligé, tant dans son exécution que dans son interprétation, bien que le rapport des jurys témoigne de certaines améliorations. Quatre étapes doivent être respectées :

1. La lecture du sujet

Exercice simple mais à ne pas négliger, il a pour objet de réfléchir avant d'agir et de ne pas s'engager dans un travail inutile qui peut éventuellement compromettre l'exécution de ce qui est demandé. Il s'agit de bien comprendre la question. Ne confondez pas morphologie et anatomie.

2. Étude morphologique, reconnaissance des différentes parties de l'animal

Parfois la question demande de s'en tenir là. Reconnaître le sexe de l'animal, la partie antérieure et la postérieure. Les invertébrés s'ouvrent par la face dorsale et les vertébrés par la face ventrale.

3. Dissection

➤ **Matériel**

Avant les épreuves, veillez à disposer d'un matériel convenable et conforme aux instructions du Ministère de l'agriculture et de la pêche, service des Concours Agronomiques et Vétérinaires (lettre du 8 février 2007) :

« Les candidats auront à disposition une boîte avec : ruban adhésif, scotch double face, pâte adhésive (Patafix), fil, vernis transparent, bâton de colle, bande de Canson noir de 10 cm sur 10 cm, étiquettes numérotées, épingles longues et fines, moelle de sureau.

Seule sera autorisée la trousse à dissection comprenant : pinces, scalpel, ciseaux, aiguilles montées, aiguilles lancéolées, sonde cannelée, lame de rasoir, lames de scalpel. »

Il est prudent de se munir de 2 paires de pinces fines en bon état, une paire de grosses pinces, des gros ciseaux et des ciseaux fins.

➤ **Protocole**

• Placez l'animal dans la cuvette en ménageant l'espace nécessaire à la dissection ; par exemple si vous devez montrer l'appareil digestif de la souris, fixez-la en haut et au centre de la cuvette.
• Fixez l'animal en extension par des épingles solidement enfoncées de telle sorte que l'angle qu'elles forment s'oppose à l'arrachement.
• Ouvrez successivement les plans anatomiques en utilisant la sonde cannelée, aidez-vous de la loupe à main ou de la loupe binoculaire si besoin (s'il y en a une à votre disposition, c'est que le jury a jugé qu'elle vous sera utile).
• Épinglez à nouveau de façon à ne pas multiplier les épingles qui peuvent vous gêner.
• Dès que le plan cutané est ouvert, la dissection doit être impérativement recouverte d'eau. Les organes retirés sont mis dans un récipient poubelle et non abandonnés dans la cuvette.
• N'enlevez ou ne sectionnez jamais des organes qui n'ont pas été identifiés. Si l'eau devient trouble, renouvelez-la en ayant soin de ne pas endommager la dissection. Chez les vertébrés l'ouverture de la symphyse pubienne ou scapulaire est souvent nécessaire.
• En réponse à la question posée, le dégagement soigné de certains organes est attendu : dégraissage, ablation des structures conjonctives ou musculaires. Il est évident que cela comporte le risque d'endommager ce qu'il faut précisément mettre en évidence, mais vous devez montrer que cette maîtrise technique est acquise. Il faut pouvoir suivre l'appareil étudié de bout en bout.
• La dissection terminée, changez l'eau de la cuvette et disposez la dissection de manière à mettre en évidence ce que l'on vous demande de montrer.
• Vous pouvez avoir recours à quelques astuces : passer un fil ou un morceau de bristol, derrière un canal, maintenir plaqué un organe qui flotte dans l'eau de la cuvette en le couvrant avec une lame de préparation microscopique.
• Préparez à l'avance des épingles portant des petites étiquettes numérotées, plantez-les au voisinage de ce que vous voulez montrer, les inscriptions des étiquettes renvoyant à une liste de légendes placée à côté de la cuvette. Les étiquettes fournies ne sont pas résistantes à l'eau : vous pouvez les scotcher pour qu'elles le deviennent, trouvez le bon ruban adhésif pour qu'il tienne le coup à l'eau.

4. Interprétation

➤ **Nettoyez et séchez la paillasse…**

... avant de mettre en œuvre toute production sur papier. Un dessin est généralement demandé, cet exercice a pour objet de fixer l'observation et de la traduire par une interprétation objective de la réalité (et non de ce que vous avez pu mémoriser).

➤ **Le dessin**

• Munissez-vous au préalable de crayons noirs ni trop gras ni trop durs (HB) bien taillés, d'un bon taille-crayon, d'une gomme propre. Vous ne devez dessiner qu'au crayon noir, sauf s'il vous est expressément demandé de faire autrement.
• Avant d'entreprendre le dessin en détail, faites une mise en page en prenant les proportions ; le dessin doit être assez grand pour que l'on puisse tout y voir, penser à réserver de la place pour les légendes. Dessinez l'ensemble avant d'entrer dans le

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Voir *Biologie 1re année*, TP8

détail, le trait doit être léger pour pouvoir être effacé proprement. Dans le détail, respectez les proportions. Ne dessinez pas les épingles.

- Il ne vous est pas demandé un dessin artistique, le trait doit être continu, les ombrages et la mise en valeur sont superflus.
- Écrivez les légendes lisiblement au crayon, prévoyez leur disposition pour que les traits de rappel, tracés à la règle, ne se croisent pas. N'écrivez pas de légendes dans le dessin. Il est astucieux de grouper les légendes par organe ou par appareil : par exemple placez côte à côte « oreillette » et « ventricule » et réunissez-les par une accolade pour écrire « cœur ». Si vous avez à comparer le même appareil sur deux organismes différents, employez un code permettant d'effectuer rapidement le rapprochement : par exemple en soulignant ou en encadrant les légendes qui s'y rapportent.

En conclusion, cette épreuve nécessite calme patience et minutie. L'émotion des candidats les éloigne souvent des conditions les plus favorables. Il faut garder son sang-froid, gérer son temps de manière rigoureuse, garder quelques minutes pour la relecture. Même si la dissection semble à certains un exercice révolu, elle demeure l'un des fondements de la démarche naturaliste.

Corrigés des exercices

Chapitre 1

VRAI/FAUX

1. Faux, le terme de procaryote ne doit pas être utilisé en cladistique ; **2. Faux**, l'ancêtre d'un groupe paraphylétique est aussi partagé avec d'autres groupes ; **3. Faux**, la patte avant du cheval et l'aile d'oiseau sont homologues en tant que membre chiridien antérieur mais assurent des fonctions très différentes ; **4. Faux**, on la retrouve chez les protostomiens comme les Insectes et chez les deutérostomiens comme les oiseaux. C'est une convergence ; **5. Faux**, la métamérie est un caractère qui semble ancestral chez les bilatériens mais qui aurait disparu d'un certain nombre de taxons.

Exploitation des connaissances

Quelles sont les grandes lignées d'eucaryotes et les critères de distinction ?

La lignée verte est caractérisée par une endosymbiose primaire à l'origine des chloroplastes.
Les straménopiles présentent des chloroplastes à 4 membranes donc issus d'une endosymbiose secondaire et les cellules flagellées ont des flagelles inégaux (hétérocontes).
Les opisthocontes caractérisés par leur flagelle propulseur regroupent eumycètes et métazoaires.

Pourquoi les reptiles ne constituent-ils pas un groupe monophylétique ?

Leur ancêtre commun est aussi celui des oiseaux : il n'y a donc pas d'ancêtre exclusif aux « reptiles ».

Pourquoi les poissons ne constituent-ils pas un groupe monophylétique ?

Leur ancêtre commun est aussi celui des tétrapodes : il n'y a donc pas d'ancêtre exclusif aux « poissons ».

Pourquoi la cellule eucaryote est-elle une chimère génétique ?

Mitochondries et chloroplastes dérivent de l'endosymbiose d'organismes procaryotes. Deux ou trois (s'il y a des plastes) génomes cohabitent donc.

Donnez les critères de la classification de la souris, en partant de son appartenance aux eucaryotes

Cellule uniflagellée (spermatozoïde) : uniconte ; flagelle propulseur : opistoconte ; collagène dans les matrices extracellulaires : métazoaire ; jonctions lacunaires : eumétazoaire ; symétrie bilatérale : bilatérien ; la bouche est la deuxième ouverture de l'embryon : deutérostomien ; Une chorde se forme chez l'embryon : chordé ; présence de vertèbres : vertébré ; machoires : gnathostome ; squelette ossifié : ostéichthyen ; insertion du membre monobasal : sarcoptérygien ; poumon : rhipidistien ; Quatre membres chiridiens : tétrapodes ; amnios : amniote ; poils et mamelles : mammifère

Questions de synthèse

Les principes de la classification phylogénétique

Introduction : présentez un rapide historique des anciennes classifications puis l'objectif de la classification phylogénétique qui n'est pas généalogique mais recherche les parentés.

1. Homologie – homoplasie

Il s'agit ici de décrire un exemple de structures homologues (membre chiridien par exemple) en s'appuyant sur divers organismes. Montrez que la fonction peut être différente. Enfin décrivez des structures analogues mais non homologues (ailes) donc des homoplasies (comme le bec aussi).

2. Choix des caractères et de l'échantillon

L'échantillon dépend de l'objectif ; ensuite, l'extragroupe va dépendre de l'échantillon. Les caractères choisis doivent être discriminants en fonction de l'objectif. La polarisation des caractères est ensuite expliquée. On construit ainsi un exemple précis (ou deux) de matrice.

3. Construction et exploitation d'un arbre

Pour une matrice, proposer les différents arbres possibles. Le principe de parcimonie est alors expliqué. L'exploitation de l'arbre obtenu permet de dégager les notions de groupes paraphylétiques et monophylétiques sur des exemples précis.

Conclusion : présentez la classification des métazoaires de manière simplifiée pour montrer un exemple de résultats de cette méthode.

Les critères de la classification des métazoaires

Introduction : montrez la diversité animale (biodiversité) et dégagez la mobilité qui est une caractéristique de leur mode de vie. Le problème à résoudre est l'unicité et la diversité de ce taxon monophylétique.

1. La place des métazoaires dans le vivant
Diversité des lignées d'eucaryotes ; critères d'appartenance aux métazoaires

2. Les critères de classification des protostomiens
Développez ici les critères permettant de subdiviser les métazoaires et détailler les protostomiens

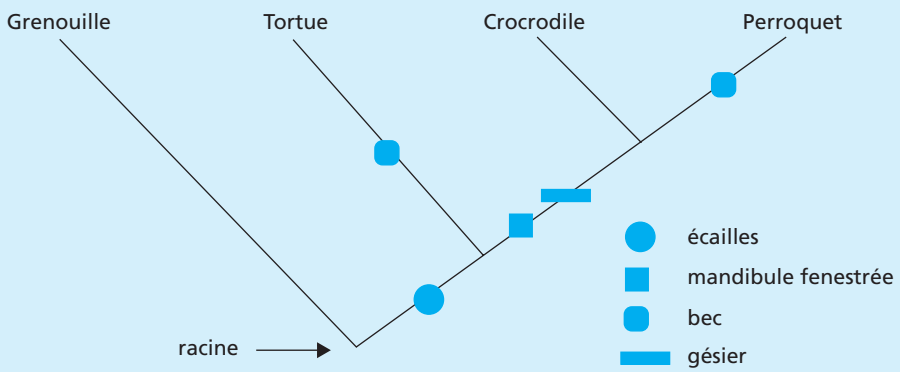
3. Les critères de classification des deutérostomiens
En détaillant les critères de la classification des deutérostomiens, montrez la paraphylie des poissons et des reptiles.

Conclusion : abordez le problème de la métamérie que l'on retrouve dans plusieurs taxons, convergence ou perte secondaire à partir d'un ancêtre métamérisé ?

Analyse de documents

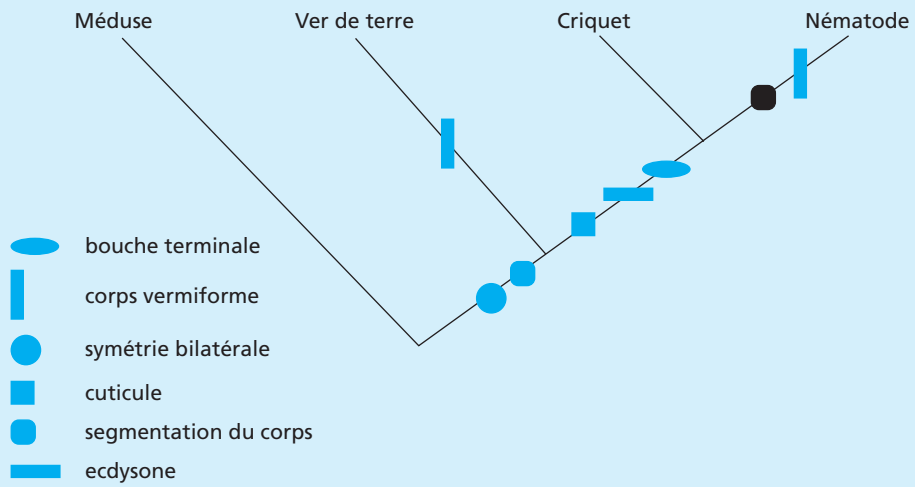
Exercice 1.1

1.



Exercice 1.2

1.



Que deviennent les végétaux dans la classification phylogénétique ?

Introduction : reprendre la définition donnée dans l'encart 1.2 et poser le problème : groupe monophylétique, paraphylétique ou polyphylétique ?

1. Place des organismes photosynthétiques (unicellulaires et pluricellulaires)

Dans la classification des eucaryotes, citez lignée verte, hétérocontes, haptophytes

2. Place des organismes à paroi et vacuole

Il faut ici présenter les eumycètes (proximité des métazoaires) et d'autres comme les oomycètes.

3. Endosymbiose et convergence liée au mode de vie.

Expliquez l'origine du chloroplaste à deux membranes et à quatre membranes : conclure sur le caractère polyphylétique. Expliquez le rôle de la paroi et de la vacuole et donc montrez qu'il s'agit de convergence.

Conclusion : distinguez les termes de l'écologue et ceux du systématicien.

2. L'arbre permet de discuter des sauropsidés, taxon qui englobe les trois espèces étudiées alors que crocodile et perroquet forment le taxon des archosauriens (caractérisé par une fenêtre antéorbitaire). L'ancêtre commun à la tortue et au crocodile est aussi celui du perroquet.

2. La segmentation du corps est-elle fondamentale dans le taxon des bilatériens mais se perd dans certains taxons ? (c'est l'option choisie pour cet arbre) Ou bien est-elle apparue indépendamment dans certains taxons ? C'est encore discuté mais ne change en rien l'arbre ci-dessus. En tout cas, la métamérie ne permet pas de regroupement phylogénétique. Pour la forme du corps « ver » c'est une convergence adaptative.

Le taxon mis en évidence est celui qui regroupe criquet et nématode : les cuticulates. Leur groupe-frère est celui des lophotrochozoaires qui comprend le ver de terre (annélides).

Chapitre 2

QCM

1. c ; **2. c** ; **3. c**, **d** ; **4. c**, **d** ; **5. b**, **c** ; **6. a**, **c**, **d**, **e** ; **7. a**, **c** ; **8. a**, **c** ; **9. b**, **e** ; **10. b**, **c** ; **11. a**, **b**, **d** ; **12. a**, **b**, **c**, **d** ; **13. a**, **b** ; **14. a**, **b** ; **15. a**, **b**, **c**.

Questions de synthèse

EGR et milieux de vie

Très vastes sujets ou il n'est surtout pas attendu un catalogue de tous les animaux qui respirent dans l'eau ou dans l'air.

Introduction : 2 milieux aux caractéristiques physiques très différentes. Rappelez le principe de passage d'un gaz d'un milieu à un autre et la loi de Fick.

1. Concentration des gaz dans chacun des milieux (développez dans le cas du milieu aquatique).

2. Les dispositifs anatomiques les mieux appropriés à ces échanges : tégument, branchies trachées ou poumons.

Soulignez les nombreuses exceptions à ce qui n'est pas une règle. Évitez le catalogue, ne perdez pas de vue que le pivot du sujet est le milieu, insistez sur la viscosité et la mise en mouvement de ce milieu ; quels sont les moyens de le renouveler au niveau de la surface d'échange.

3. Les limites de chaque milieu

Pour l'eau la faible solubilité de l'O_2, pour l'air les problèmes liés à l'élimination de la vapeur d'eau.

Conclusion : développez l'aspect évolutif de la sortie des eaux qui est indispensable à un métabolisme élevé.

Les branchies

Rappelez ce que sont des branchies. On peut organiser le devoir de diverses façons. Évitez les plans anatomiques et privilégiez les plans fonctionnels. Si l'on n'aborde que la fonction respiratoire des branchies, on peut par exemple envisager les moyens de renouveler l'eau au niveau de la surface d'échange, en suivant un plan allant dans le sens de l'augmentation de l'efficacité des échanges en fonction de la diminution de la dépense énergétique pour y parvenir. Cependant, et nous sortons du programme des classes préparatoires, ce sujet doit être abordé en développant les fonctions multiples des branchies qui sont des surfaces d'échanges mais pas seulement respiratoires : ioniques (osmorégulation et excrétion) ou des surfaces développées à fonction nutritive.

L'originalité de la respiration trachéenne :

Introduction : il sera précisé que ce type de respiration se rencontre chez les arthropodes trachéates, dont les insectes, chez lesquels le tégument est globalement imperméable aux gaz et qu'il est renouvelé à chaque mue.

1. La respiration trachéenne et ses particularités

1.1 Apport de l'air au niveau cellulaire

1.2 Augmentation de la surface d'échange par les parois

1.3 Mouvements de l'air par les sacs aériens (expiration active)

2. Une respiration aérienne qui permet aussi de respirer dans l'eau

2.1 La respiration dans l'air

2.2 La respiration aquatique à partir d'air prélevé en surface (et principe de la branchie physique)

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

2.3 La respiration à partir de l'O_2 dissous :
– Respiration transtégumentaire ;
– Respiration à partir de trachéobranchies – externes – internes.
2.4 Respiration à partir de l'O_2 prélevé dans les plantes aquatiques

Conclusion : limites du système basé sur la capillarité, de trop grosses trachées ne fonctionnent plus, les trachéates ont donc une taille limitée

La régulation des mouvements respiratoires chez les vertébrés à respiration aérienne :

Cette question est hors programme des classes préparatoires mais elle peut être abordée dans un sujet de type B, c'est-à-dire sur documents au concours INA-ENSA-VÉTO. Ce sujet attend une démarche expérimentale qu'il faut compléter par des connaissances plus livresques. Un plan possible serait le suivant :
Introduction : ajustement aux besoins, régulation par le rythme et le volume

1. L'activité respiratoire est un réflexe, comment est-il contrôlé ?

2. Le réflexe respiratoire est ajusté aux besoins de l'organisme
2.1 Influence des stimulations chimiques
2.2 Influence des stimulations mécaniques

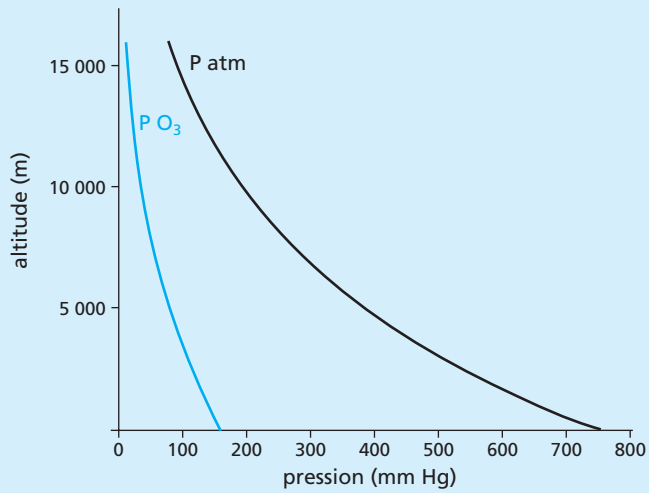
3. Les centres respiratoires sont soumis à de multiples influences

Conclure sous forme d'un schéma de synthèse.

Analyse de documents

Exercice 2.1

1.



2. À 19 000 m d'altitude, la pression atmosphérique est de 47 mm Hg. Les poumons d'un Homme placé à cette altitude sont pleins de vapeur d'eau, les échanges respiratoires sont nuls.

Exercice 2.2

1. L'arénicole peut vivre dans un milieu pauvre en dioxygène en raison de la forte affinité de son sang pour ce gaz. Même dans ces conditions, son sang est saturé en dioxygène.

2. Dans le milieu où vit l'amphitrite, son sang est toujours saturé en dioxygène. L'affinité de l'hémoglobine cœlomique est plus élevée que celle du sang ce qui permet au dioxygène de passer du sang au cœlome et d'être distribué aux organes en contact avec le cœlome.

Chapitre 3

VRAI/FAUX

1. Vrai ; **2. Vrai** ; **3. Faux**, car l'hiver et à la reprise du printemps, les réserves sont libérées dans la sève brute et alimentent toute la plante, en l'absence d'appareil photosynthétique ; **4. Vrai** ; **5. Faux**, car l'ouverture des stomates est aussi dépendante de l'état hydrique de la plante et de la présence d'ABA.

Questions de synthèse

De la solution du sol à la sève brute

Introduction : dans l'atmosphère, une angiosperme ne prélève que du CO_2 et exploite l'énergie de la lumière. La plante tire du sol l'eau et les éléments minéraux qui vont lui permettre de réaliser les synthèses nécessaires à son autotrophie. Ces éléments forment la sève brute qui va être distribuée dans la plante entière. Comment se fait ce prélèvement ?

1. Du sol au xylème : les voies du transit horizontal
1.1 La zone pilifère
1.2 Voies apoplasmique et symplasmique
1.3 Passage dans le cylindre central (endoderme et xylème)

2. L'absorption des ions : importance du potentiel de membrane
2.1 Pompe protonique et potentiel élctrochimique
2.2 Transports actifs secondaires
2.3 Charge du xylème
2.4 Adaptation de la plante à la solution du sol

3. L'absorption de l'eau et le potentiel hydrique
3.1 Potentiels hydriques du sol au xylème

3.2 Aquaporines
3.3 Adaptation de la plante à l'état hydrique du sol

Conclusion : modification (sucres, hormones) selon l'état de la plante (stress hydrique) ou le moment de l'année.

Les sèves et la vie de la plante

Introduction : une plante possède des parties aériennes et souterraines : chacune à sa fonction mais le fonctionnement harmonieux de l'organisme repose sur des liens entre chaque partie. C'est le rôle des deux sèves : brute (xylème) et élaborée (phloème).

1. Sève brute et nutrition hydrominérale
1.1 Trachéides et vaisseaux
1.2 Composition de la sève
1.3 Flux hydrique et transpiration
1.4 Cas de l'hiver

2. Sève élaborée et distribution des photosynthétats
2.1 Tubes criblés et cellules compagnes
2.2 Composition de la sève
2.3 Charge du phloème dans les parties chlorophylliennes et décharge au niveau des puits de consommation et de stockage

3. Sèves et communication dans la plante
3.1 Exemple du stress hydrique
3.2 Exemple des racines divisées

Conclusion : rôle écologique fondamental par le flux hydrique : il y existe un continuum sol – plante – atmosphère.

Le fonctionnement des stomates

Introduction : surface d'échange entre milieu extérieur et plante : la feuille. Mise en évidence des stomates ; localisation, nombre, structure

1. Turgescence et ouverture des stomates
Expériences dans des solutions de potentiels hydriques variables

2. Paramètres du milieu extérieur et contrôle de l'ouverture
Ouverture en fonction de l'heure et du temps ; Photosynthèse ; lumière bleue, pompes protoniques, canaux…

3. ABA et contrôle de l'ouverture
Rôle de ABA ; signal racinaire

Conclusion : économie de l'eau, équilibre hydrique, plante à ouverture nocturne

Analyse de documents

Exercice 3.1

1. L'élément radioactif impressionne un film de type photographique (voir chapitre 1, § 1.4.1, ouvrage de 1re année)

2. Plus une feuille est âgée, moins elle contient de molécules contenant du carbone radioactif. Ce carbone provient de la feuille placée en enceinte. Ce qui signifie que des produits de la photosynthèse d'une feuille vont vers d'autres feuilles en quantité variable selon son âge.

3. Quand elle est jeune, une feuille est un puits de consommation puis au fur et à mesure qu'elle devient photosynthétique, elle se transforme en source de photosynthétats pour le reste de la plante.

Exercice 3.2

1. Pour les valeurs faibles de phosphates du sol, les plantes infectées par le champignon contiennent deux fois plus de phosphates intracellulaires. Pour les valeurs élevées, la présence du champignon ne modifie pas la teneur intracellulaire. Ainsi on met en évidence l'intérêt des mycorhizes (association racine – champignon) : elle améliore l'absorption des phosphates lorsque le sol en contient peu. On est en présence d'une symbiose.

2. Plus la quantité de phosphate est importante, plus la matière sèche est importante : la croissance de la plante est meilleure. L'augmentation de la teneur en azote permet une meilleure croissance ce qui montre que l'azote limitait la croissance : il était limitant. Par contre, pour des valeurs de 0,5 g de phosphates, l'augmentation de la teneur en azote ne sert à rien : c'est le phosphate qui est limitant.

Chapitre 4

VRAI/FAUX

1. Faux, car le froid modifie les propriétés des membranes et donc rend plus difficile l'absorption ; d'autre part elle peut être gelée ; **2. Vrai** ; **3. Vrai** ; **4. Faux,** car avant de pouvoir germer, il faut d'abord lever la dormance ; **5. Faux**, pas uniquement car il existe des bulbes chez les plantes vivaces comme la tulipe ; **6. Faux,** la vie latente est un état physiologique qui peut correspondre soit à une quiescence, soit à une dormance ; **7. Faux,** car GA est produite par l'embryon.

Questions de synthèse

Les structures de passage de l'hiver et la protection contre les conditions hivernales

Introduction : l'hiver présente des conditions (à lister) défavorables. L'immobilité des angiospermes les oblige à supporter les mauvaises conditions : comment se protègent-elles ?

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

1. Les types biologiques : des stratégies différentes.
   On observe des modifications de l'appareil végétatif à l'approche de l'hiver (feuilles, appareils aériens). décrire les types biologiques en déduire les structures hivernantes.
2. La baisse du potentiel hydrique et la vie latente
   Accumulation de molécules, métabolisme réduit, quiescence résultante, dormance.
3. Les tissus protecteurs et les structures protectrices
   Tégument, péricarpe, sclérification, liège.

Conclusion : chez les métazoaires, on trouve aussi la stratégie de supporter les mauvaises conditions (changements de pelage, hivernation, hibernation…) mais on trouve aussi la migration qui consiste à éviter les mauvaises conditions.

La germination des graines.

Introduction : la graine est une forme d'attente et de dissémination. La reprise d'activité de la graine se nomme germination : l'embryon à l'origine du nouvel individu se développe. Comment et dans quelles conditions se déroule la reprise d'activité ?

1. De la vie latente à la vie active
   État physiologique de la vie latente, observation de la reprise métabolique (absorption d'eau et intensité respiratoire), croissance.
2. Balance hormonale ABA/GA et germination
   ABA et dormance ; GA et germination (utilisation des réserves).
3. Rôle des facteurs externes sur la germination
   Les facteurs de la levée de dormance ; les graines photosensibles ; les conditions externes pour passer de la quiescence à la germination.

Conclusion : dans le sol se trouve une « banque de graines » susceptibles de germer dès que les conditions deviennent favorables (pluie, température, coupe d'éclaircie, abandon de culture…)

La vie latente

Introduction : au cours de la période hivernale, la croissance est stoppée et les manisfestations de vie chez les Angiospermes semblent inexistantes. Pourtant, la vie végétative reprend au printemps. Comment et pourquoi cette vie latente ?

1. Qu'est ce que la vie latente ?
   Manifestations, un potentiel hydrique bas, quiescence – dormance.
2. La dormance des semences et des bourgeons
   Origines ; intervention d'hormones.
3. Signification biologique
   Forme d'attente (métabolisme réduit, réserves) ; autonomie des formes de dispersion (graines, pollen) ; adaptation au passage de la mauvaise saison.

Conclusion : chez les métazoaires, il existe des processus comparables comme la diapause (chez les Insectes par exemple). Comme la dormance, la reprise de la vie active nécessite des conditions externes mais aussi internes.

Analyse de documents

Exercice 4.1

Suite à l'action de GA, on observe que, dans la couche à aleurone, la transcription du gène MYB augmente fortement puis celle de l'α-amylase (avec trois heures de retard). GA active donc la transcription du gène MYB. Sachant que la protéine myb est un facteur de transcription, on peut faire l'hypothèse qu'elle active la transcription du gène de l'α-amylase.

Exercice 4.2

Le tableau 4.1 montre qu'effectivement hy1 et hy3 sont étiolés mais seul hy1 présente une absorbance anormale : il n'y a pas de phytochrome. Hy3 semble avoir une teneur normale en phytochrome.

Le tableau 4.2 met en évidence que les deux mutants sont insensibles au rouge clair mais hy3 est sensible au rouge sombre alors que pas hy1.

En résumé, hy1 ne semble pas posséder de phytochrome alors que le phytochrome de hy3 est insensible au rouge clair.

La figure 4.19 fait apparaître que hy1, lorsqu'on lui fournit un groupement tétrapyrrolique, retrouve un comportement normal (comme le sauvage). La mutation toucherait la synthèse de ce groupement. Ce n'est pas le cas de hy3.

Figure 4.20 : la détection immunologique met en évidence la partie protéique du phytochrome. Hy1 possède cette partie et en présence de biliverdine, son comportement est strictement identique au sauvage (wt). Cette expérience confirme que ce mutant n'est atteint que sur la partie térapyrrolique de son phytochrome.

Figure 4.21 : le mutant hy3 a un comportement identique au sauvage pour le phytochrome A mais pas pour le phytochrome B. L'ARN est présent pour ce dernier mais il n'est semble-t-il, pas traduit : la mutation hy3 touche sans doute l'ARN, qui ne peut être traduit.

Chapitre 5

VRAI/FAUX

1. Faux, au mieux, on pourrait envisager un chimiotropisme mais aucune étude expérimentale n'a permis de le démontrer ; **2. Faux**, ce qui est vrai pour les angiospermes n'est pas valable, entre autres, pour les filicophytes ; **3. Vrai** ; **4. Vrai**, même si certains considèrent que ce sont les sacs polliniques qui sont les microsporanges des angiospermes ; **5. Faux**, c'est le gamétophyte femelle ; **6. Vrai** ; **7. Faux** ; **8. Faux**, chez les angiospermes, la fécondation permet la formation de 2 zygotes ; c'est une double fécondation ; **9. Faux**, le fruit dérive de l'ovaire après fécondation ; **10. Faux**, chez les angiospermes, la dissémination est aussi assurée par les fruits et plus généralement les diaspores.

Questions de synthèse

Les filicophytes et l'eau

Introduction : rappelez l'importance de l'eau dans la cellule végétale (phase solvante et dispersante des liquides cellulaires tels que hyaloplasme et nucléoplasme sans oublier les cavités des différents organites, phase réactionnelle, fluide exerçant une pression ou pression de turgescence, métabolite des réactions d'hydrolyse et de la photosynthèse). Il faut ici se limiter aux aspects propres aux seuls filicophytes.

1. L'eau et la fécondation

Présentez les gamétanges mâles et femelles à la face inférieure des prothalles, la maturité des gamétanges et libération des gamètes mâles. Exposez la zoïdogamie et la nécessité d'une phase aqueuse ambiante : nage des gamètes mâles guidés par leur chimiotactisme pour une substance hydrosoluble, fécondation dans l'archégone à la face inférieure des prothalles.

2. La protandrie des prothalles et l'allogamie

Exposez le rôle de l'anthéridiogène (une phéromone hydrosoluble, diffusible) dans le déterminisme du sexe des prothalles.

3. Germination des méiospores et formation des prothalles

Conclusion : soulignez que, indépendamment des besoins en eau pour la vie de la plante feuillée (cf. introduction), les filicophytes sont totalement dépendantes d'une phase aqueuse ambiante pour leur reproduction. Signalez que la déhiscence des sporanges est due à la déshydratation des cellules de l'assise mécanique. Ouvrir vers les mousses (Polytric, voir TP8) dont la fécondation est du même type.

L'appareil végétatif du polypode et sa place dans le cycle de reproduction

Introduction : rappelez qu'il s'agit d'une fougère bien représentative du groupe et préciser son milieu de vie.

1. Organisation de l'appareil végétatif : une plante feuillée

La présentation s'appuie sur le cours (chapitre 5) et le TP9 (rhizome, racines adventives, frondes) sans oublier l'anatomie (CT de rhizome, trachéïdes scalariformes du xylème)

2. Origine de l'appareil végétatif

L'appareil végétatif est formé à partir du zygote ; présentez le zygote, sa germination et ses premiers stades de développement sur le prothalle. Issu du zygote par mitoses, il est donc entièrement formé de cellules diploïdes.

3. L'appareil végétatif produit des méiospores

La présentation des sporanges localisés à la face inférieure des frondes, la méiose des cellules mères (2N) et les méiospores (N) amènent à la conclusion.

Conclusion : (illustrée par le cycle de reproduction du Polypode) L'appareil végétatif du polypode appartient à la diplophase ; c'est la génération sporophytique.

Notion de génération à partir de l'exemple des filicophytes

Dans ce type de sujet, il faut éviter de commencer par asséner la définition d'une génération mais plutôt construire un exposé démontrant qu'il existe deux générations chez les filicophytes. Dès lors, un plan simple peut être bâti.

1. La plante feuillée : méiose et méiospores

Présentez le pied de polypode, les sporanges et la formation des méiospores à partir de cellules mères des spores diploïdes. Ce pied de polypode est issu du zygote par mitoses ; il est donc entièrement formé de cellules diploïdes.

2. Le prothalle et la gamétogenèse

Présentez le prothalle, sa formation à partir d'une méiospore (germination), les gamétanges et les gamètes.

Le prothalle, formé à partir d'une méiospore par mitoses, est entièrement formé de cellules haploïdes.

3. Le cycle de reproduction : les deux générations

Commentez le cycle (commencer par un repère tel que la fécondation) en démontrant que la plante feuillée et le prothalle respectent bien la définition d'une génération et sont respectivement le sporophyte et le gamétophyte des Filicophytes.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Conclusion : généralisez aux filicophytes et ouvrez vers les angiospermes en signalant que leur cycle de reproduction est aussi digénétique mais que leurs gamétophytes (pollen, sac embryonnaire) sont plus discrets et unisexués.

Qu'est-ce qu'une graine ?

On s'appuiera sur les exemples des angiospermes et des pinophytes.
Il s'agit d'un sujet beaucoup plus vaste que ne le laisse croire son libellé abrupt. Si c'est un sujet d'épreuve orale (comme présenté ci-dessous), l'essentiel doit être dit dans le temps de préparation. Si c'est un sujet d'épreuve écrite, des développements plus détaillés seront attendus, en particulier en physiologie (formation de la graine, conditions de germination).

Introduction : vous pouvez vous appuyer sur du concret ; tout jardinier, tout horticulteur sème un jour ou l'autre des graines destinées à germer et à donner naissance à de nouvelles plantes. Ceci conduit à s'interroger sur la nature, la biologie et la physiologie des graines. Plusieurs rubriques sont alors envisageables ; l'ordre qui leur est donné ici n'a rien d'impératif mais il faut garder à l'esprit que toute partie de l'exposé doit s'appuyer logiquement sur les données exposées dans les précédentes.

1. La graine : une unité de constitution

Toute graine comporte des téguments (1 ou 2 selon le cas), un embryon et des réserves. Il faut ici envisager les différents types de graines des angiospermes (à périsperme, albuminées, exalbuminées) et celles des pinophytes chez lesquelles les réserves sont localisées dans l'endosperme.

Précisez ici la nature et la localisation des réserves.

2. La graine : une unité en vie ralentie et une unité de résistance

La graine mûre est déshydratée ; son métabolisme est très réduit ou nul (on parle de vie latente ou de vie ralentie). Elle résiste aux conditions extrêmes (gel hivernal, sécheresse et chaleur estivale) grâce à ses téguments imperméables à l'eau et à sa pauvreté en eau.

La longévité des graines dépend de la nature des réserves et du degré de déshydratation.

Citez le cas des graines dites récalcitrantes encore très hydratées à maturité et dont la longévité est brève.

3. L'origine de la graine : un ovule fécondé

Appuyez-vous essentiellement sur le cas des angiospermes : double fécondation, embryogenèse, formation de l'albumen, mise en place des réserves et déshydratation finale. Le cas des Pinophytes (TP10) peut être signalé brièvement : coupes d'ovule et de graine mais ici la fécondation est simple ; les réserves sont accumulées dans le gamétophyte femelle (endosperme). Au final, la graine apparaît formée de structures héritées de l'ovule édifié par le sporophyte maternel (ex. : tégument(s)) et de structures issues de la fécondation (embryon auquel il faut ajouter l'albumen dans le cas des angiospermes).

4. La graine : une unité de dissémination destinée à germer

La dissémination ne doit pas être oubliée mais il faut se limiter aux graines (et pas aux fruits) et à un exemple pour chaque type (autochorie, barochorie, hydrochorie, zoochorie). Soulignez que la dissémination est indissociable de la vie ralentie ; sans période de vie ralentie, la dissémination est très limitée dans le temps donc dans l'espace.

Présentez ensuite la germination (épigée, hypogée) et développez ce qui s'est passé avant : hydratation germinative, hydrolyse des réserves progressivement épuisées. L'embryon est à l'origine d'une nouvelle plante ; il vit sur les réserves de la graine selon un mode hétérotrophe jusqu'à son autonomie métabolique (absorption hydrominérale racinaire, photosynthèse).

Conclusion : elle peut être une ouverture vers la colonisation de nouveaux sites grâce aux graines et l'utilisation alimentaire humaine des graines directement liée à leurs réserves.

Morphologie florale et pollinisation

Ce sujet peut être traité à l'aide des données du chapitre 5 mais aussi du TP11. Dans un tel sujet, il faut absolument éviter la tentation simpliste d'un plan en deux parties (1. morphologie florale, 2. pollinisation) ; il faut au contraire établir le lien entre les deux, ce que demande le « et » du libellé. Enfin, cet exposé doit s'appuyer sur des faits précis et des exemples variés.
Introduction : rappelez l'organisation générale d'une fleur (ex. bouton-d'or, périanthe, étamines, carpelles) et le sens de morphologie (du grec *morphê* : forme et *logos* : étude) à ne pas confondre avec l'anatomie (du grec *anatemnein* : disséquer, *ana* : à travers et *tomé* : section).

1. Des angiospermes à fleurs bisexuées

Morphologie des étamines productrices de pollen ; la pollinisation est indissociable de la déhiscence des anthères.

Morphologie des carpelles, présence de surfaces réceptrices du pollen (stigmates)

La proximité des étamines et des stigmates impose t-elle l'autopollinisation ?

2. Des angiospermes adeptes de l'autopollinisation

Même si elles sont peu nombreuses, elles doivent être exposées soigneusement :

2.1 Cas des espèces à fleurs cléistogames (violette, nombreuses fabacées) ;

2.2 Cas des espèces à fleurs discrètes peu ou pas attractives pour les insectes.

Soulignez que l'autopollinisation est peu favorable au brassage génétique et à la diversité génétique intraspécifique.

3. Des angiospermes adeptes de l'allopollinisation

Elles sont majoritaires : angiospermes dioïques, angiospermes dichogames, herchogamie mais surtout auto-incompatibilités gamétophytique et sporophytique (à citer sans développer).

Soulignez que l'allopollinisation est favorable au brassage génétique et à la diversité génétique intraspécifique.

4. Des fleurs adapatées aux agents pollinisateurs

Développez ici diverses adaptations avec principalement :

– les espèces anémogames : stigmates longs, flexueux et exposés au vent ;

– les espèces entomogames : nectaires producteurs de nectar, périanthe attractif, diverses adaptations plante-insecte (orchidées, arum, sauge).

Conclusion (en forme d'ouverture) : citez la co-évolution angiospermes - insectes pollinisateurs et le succès des familles d'angiospermes aux inflorescences compactes (poacées, astéracées…) regroupant un grand nombre de fleurs donc de surfaces réceptrices du pollen.

L'angiospermie

Ce type de sujet ne correspond à aucune partie précise du cours sur la reproduction des angiospermes ; il ne peut être traité sans une bonne connaissance du cours permettant de prendre du recul et de faire la synthèse des données utiles.

Introduction : elle peut prendre en compte le succès des angiospermes dans la flore terrestre (240 000 espèces). Qu'est ce qui est spécifique aux angiospermes et peut expliquer ce succès évolutif ?

1. Qu'est-ce que l'angiospermie ?

Il faut commencer par dire de quoi il s'agit. Chez les angiospermes, les ovules sont inclus dans et protégés par l'ovaire du carpelle ; ceci définit l'angiospermie. Ce carpelle présente une surface réceptrice des grains de pollen (stigmate). Cela étant, l'angiospermie a de nombreuses conséquences.

2. La paroi du carpelle : obstacle à la fécondation directe

Chez les angiospermes, l'ovule n'est pas directement accessible aux gamètes mâles (barrière anatomique formée par la paroi du carpelle). Le tube pollinique formé par la cellule végétative du grain de pollen traverse les tissus du carpelle (stigmate, style) sur lesquels il se nourrit. Il progresse jusqu'à la cavité ovarienne puis pénètre dans l'ovule.

3. Des obstacles à l'autogamie

La paroi du carpelle présente une surface de réception des grains de pollen (stigmate) mais elle constitue aussi une barrière génétique à l'autogamie (auto-incompatibilités gamétophytique et sporophytique à développer). Ces deux systèmes favorisent le brassage génétique et donc la diversité génétique intraspécifique.

4. Des graines contenues dans des fruits

Après la double fécondation, l'ovule évolue en graine et l'ovaire du carpelle évolue en fruit. Ce fruit contient donc les graines qu'il protège. Le fruit participe à la dissémination de l'espèce : autochorie, barochorie, hydrochorie, zoochorie (citer des exemples démonstratifs dans lesquels interviennent des fruits).

Conclusion (en forme de synthèse) : le carpelle propre aux angiospermes explique en partie le succès évolutif des angiospermes car il assure la protection des ovules, favorise le brassage génétique et participe (sous la forme de fruit à la dissémination). Une autre part de ce succès évolutif est due à la très bonne adaptation de leur appareil végétatif au milieu terrestre (voir ouvrage de première année).

La vie d'un grain de pollen

Il faut donner à ce sujet un aspect dynamique. Les données sont à extraire des chapitres 5 et 8 pour l'essentiel ; des données peuvent être aussi puisées dans le TP10 (pinophytes). Le plan donné ci-dessous est indicatif : les parties 1 et 2 peuvent être fusionnées et les parties 3 et 4 peuvent être permutées.

1. Qu'est-ce qu'un grain de pollen ? (« de quoi parle-t-on ? »)

Un couple de cellules haploïdes très inégales (cellule végétative et cellule reproductrice) ; la cellule végétative présente une double paroi (exine et intine).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

2. Formation
Les cellules mères diploïdes des sacs polliniques subissent une méiose et une mitose post-méiotique.

3. La germination du pollen
– formation du tube pollinique et mitose gamétogène
– conditions de germination
– autoincompatibilités génétiques : les systèmes gamétophytique et sporophytique favorisent les brassages génétiques au sein de l'espèce (voir chapitre 8).

4. Transport du pollen
La pollinisation doit être traitée. Chez les angiospermes, l'allogamie est la règle générale.

Conclusion : situez le pollen dans le cycle de reproduction (c'est le gamétophyte mâle jouant ici le rôle de vecteur des gamètes mâles) et indiquez que les angiospermes ne sont pas seules à produire du pollen (cas des pinophytes).

Analyse de documents

Exercice 5.1 : L'albumen du grain de maïs (*Zea mays*, poacées)

1. L'albumen a pour origine le zygote-albumen ou zygote accessoire résultant de l'union d'un gamète mâle et de la cellule centrale du sac embryonnaire. Or cette cellule centrale renferme 2 noyaux haploïdes ; ce zygote-albumen présente donc un génome triploïde (N + N + N).

2. Pour établir les génotypes possibles de l'albumen des différents grains de maïs, il faut connaître les génotypes possibles des gamètes des 2 sexes. Compte tenu de l'origine des gamètes mâles et des gamètes femelles, cela revient à déterminer les génotypes possibles des macrospores et des microspores donc les génotypes possibles des produits de méiose dans chaque sexe. Sachant que les locus des gènes *A* et *B* sont portés par des chromosomes différents, un simple échiquier permet de déterminer les génotypes de ces méiospores : AB, Ab, aB et ab. Ce sont les mêmes pour les macrospores et les microspores puisque les 2 parents sont de même génotype. Dans la lignée femelle, 3 des 4 macrospores dégénèrent mais à l'échelle d'un épi de maïs, le nombre très élevé de fleurs permet d'envisager que les 4 génotypes de macrospores sont représentés et sont formés dans des fleurs différentes. Enfin, il ne faut pas oublier que tous les noyaux d'un sac embryonnaire lui proviennent par mitose de la même macrospore (sac monosporique). Les génotypes possibles pour la cellule centrale sont donc AABB, AAbb, aaBB et aabb.

Un échiquier de croisement permet d'établir les génotypes possibles de l'albumen soit 16 génotypes :

Cellule centrale / Gamète mâle	AABB	AAbb	aaBB	aabb
AB	AAABBB	AAAbbB	AaaBBB	AaabbB
Ab	AAABBb	AAAbbb	AaaBBb	Aaabbb
aB	aAABBB	aAAbbB	aaaBBB	aaabbB
ab	aAAbBB	aAAbbb	aaabBB	aaabbb

Exercice 5.2

Le pétunia (*Petunia violacea*, solanacées) possède 4 gènes *A, B, C, D* dont les locus sont situés à proximité les uns des autres sur le même chromosome (gènes liés). Pour chacun de ces locus, il existe un allèle dominant A, B, C ou D et un allèle récessif, respectivement a, b, c ou d. Un pied de génotype aBcD/AbCd est soumis à des rayons γ (gamma) puis croisé avec un pied de génotype abcd/abcd. Dans la descendance du croisement, les individus de phénotype dominant ABCD ne sont pas rares.

1. Les rayons γ appartiennent au groupe des radiations ionisantes. Ces radiations apportent une énergie absorbée par le matériel génétique (ADN). Cet apport énergétique permet d'arracher des électrons aux orbites des atomes de la molécule d'ADN. Certains atomes ayant perdu un électron deviennent cations alors que d'autres qui le récupèrent deviennent anions. Ces ions (anions, cations) produits par l'absorption des rayons γ n'ont qu'une très brève existence (10^{-6} seconde) mais les électrons ne reviennent pas forcément à leur place initiale de sorte que des liaisons chimiques peuvent se trouver modifiées, en particulier chez des bases azotées de l'ADN (adénine et guanine, cytosine et thymine). Ces rayons γ ont donc sur le génome un effet mutagène.

2. Le pied de génotype abcd/abcd ne produit qu'un seul type de gamètes porteur de l'haplotype abcd. Le pied de génotype aBcD/AbCd produit normalement deux types de gamètes : les uns porteurs de l'haplotype aBcD, les autres porteurs de AbCd puisque les locus de ces gènes sont liés. La descendance du croisement est donc constituée d'individus de génotypes aBcD/abcd et AbCd/abcd correspondant respectivement aux phénotypes aBcD et AbCd. Or il existe dans la descendance du croisement des individus de phénotype ABCD et ils ne sont pas rares. Ces individus ne peuvent provenir que de fécondations dans lesquelles seraient intervenus des gamètes porteurs de l'haplotype ABCD.

Deux origines sont envisageables lors du croisement :

1er cas : formation de gamètes porteurs de l'haplotype ABCD par les pieds de génotype abcd/abcd,

Dans ce premier cas, il faut envisager 4 mutations naturelles au locus de chacun des gènes. En considérant que la fréquence d'une mutation naturelle est 10^{-5} à 10^{-7}, la fréquence de 4 mutations simultanées est au maximum de 10^{-20}. Ceci doit être exclu puisque les descendants de phénotype ABCD ne sont pas rares.

2e cas : formation de gamètes porteurs de l'haplotype ABCD par les pieds de génotype aBcD/AbCd.

Dans ce deuxième cas, on peut envisager des crossing-over survenus lors de la sporogenèse chez les pieds de génotype aBcD/AbCd. À la faveur de ces crossing-over, des fragments de chromatides sont échangés et ces pieds produisent alors tous les types de gamètes, les uns porteurs des haplotypes aBcD et AbCd (les plus fréquents car produits en absence de crossing-over) et, parmi tous les autres, des gamètes porteurs des haplotypes abcd et ABCD mais la formation de ces gamètes est certainement peu fréquente car elle nécessite trois crossing-over. Cette hypothèse doit donc être exclue.

Une autre origine plus probable doit donc être recherchée ; celle-ci implique 2 mutations induites par les rayons γ aux locus des gènes portant les allèles a et c sur l'haplotype aBcD ou b et d sur l'haplotype AbCd.

Exercice 5.3 : la formation du grain de pollen chez les angiospermes

1. Le grain de pollen (dans le cas général d'un pollen bicellulaire) est formé par mitose d'une cellule haploïde (ou microspore), microspore formée par méiose d'une cellule mère diploïde.

2. La colchicine se fixe aux molécules libres de tubuline, bloque l'addition de nouveaux dimères aux microtubules et donc inhibe la formation du fuseau mitotique ce qui a pour effet de bloquer la séparation des chromatides à l'anaphase.

3. L'analyse du tableau 5.1 peut être effectuée sans difficulté en comparant soit ligne par ligne, soit colonne par colonne. Dans tous les cas où il y a possibilité de formation d'un tube pollinique (lignes 1, 3 et 4), le gène *LAT52* s'exprime. L'expression de ce gène semble donc indissociable de l'aptitude à germer du pollen et plus exactement de l'aptitude à former un tube pollinique par la cellule végétative. Le gène *LAT52* peut apparaître là indispensable or ce gène est présent dans les deux cellules du grain de pollen puisqu'elles proviennent d'une microspore par mitose. Pourquoi ce gène ne s'exprime t-il que dans la cellule végétative ?

La comparaison des lignes 3 et 4 montre que l'aptitude à exprimer *LAT52* et à former un tube pollinique n'est pas l'apanage des cellules haploïdes comme l'est la cellule végétative. Ce gène peut donc s'exprimer aussi bien dans une cellule diploïde que dans une cellule haploïde (cas des cellules végétative et générative d'un pollen bicellulaire). Par contre lors de la formation du grain de pollen bicellulaire, une mitose post-méiotique très inégale de la microspore apparaît nécessaire pour former une cellule végétative haploïde dans laquelle *LAT52* s'exprime et une cellule générative dans laquelle il ne s'exprime pas. Il faut sans doute rechercher dans la très inégale répartition du cytoplasme de la microspore la raison de cette différence d'expression du gène *LAT52* dans la cellule végétative et dans la cellule générative. Seul le cytoplasme de la cellule végétative contiendrait les déterminants cytoplasmiques indispensables à l'expression du gène *LAT52*.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA FORMATION DU GRAIN DE POLLEN *(D'APRÈS EADY ET AL., 1995)*.

Cellule initiale	[Colchicine]	Division de la microspore	Cellules formées	Aptitude à former un tube pollinique	Expression du gène LAT52
Microspore (N)	0	inégale	Cellule végétative	+	+ (1)
			Cellule générative	–	– (2)
	Forte	aucune	1 cellule (2N)	+	+ (3)
	Faible	égale	2 cellules identiques (N)	+	+ (4)

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Chapitre 6

VRAI/FAUX

1. Faux, pensez aux cellules impliquées dans l'agamospermie ; **2. Vrai**, sauf cas de mutations ; **3. Faux** ; **4. Faux**, cas de l'élodée et de la lentille d'eau ; **5. Vrai**.

Questions de synthèse

À partir de l'exemple des angiospermes, dressez un tableau comparatif de la reproduction sexuée et de la multiplication végétative

Ce tableau doit être bâti à partir des données acquises dans les chapitres 5, 6 et 8 de cet ouvrage.

	Reproduction sexuée	Multiplication végétative
Modalités	Homogénéité des structures impliquées	Grande variété des organes mis en jeu
Caractéristiques	Complexité, lenteur, nombreux stades ou étapes fragiles	Simplicité, rapidité
Aspects génétiques	Brassages chromosomiques et génétiques (méiose et loterie mendélienne de la fécondation)	Conservation du génome (réplication semi-conservative de l'ADN, mitose) sauf mutations
Populations formées	Diversité génétique et phénotypique	Clone

À partir d'exemples, montrez l'importance biologique des bulbes

Dans un tel sujet, il faut éviter de verser dans le catalogue et s'appuyer sur des exemples précis. Ils pourront être réunis à partir des chapitre 13 et du TP12 de l'ouvrage de première année ainsi que des chapitres 4 et 6 de cet ouvrage (tome 2).

1. Étude d'un exemple : le bulbe de l'oignon (*Allium cepa*, liliacées)

Bien montrer qu'un bulbe est une formation caulinaire (présence d'une courte tige, le plateau, porteuse de racines adventives et de bourgeons) accumulant des réserves dans des bases foliaires (tuniques charnues).

Chez l'oignon, le bulbe est dit tuniqué ; il permet le passage de la mauvaise saison.

2. Diversité des bulbes

Selon la forme des bases foliaires, on distingue des bulbes tuniqués (oignon) et des bulbes écailleux (jacinthe, lis). Alors que les tuniques présentent une insertion circulaire sur le plateau, les écailles ont une courte insertion en arc de cercle.

3. Importance biologique

3.1 Multiplication végétative par bulbes et bulbilles (ail cultivé)

3.2 Passage de la mauvaise saison et cycle biologique (il existe des bisannuelles et des vivaces à bulbe)

Grâce à leurs réserves, à leur position enfouie dans le sol et à leur dormance, les bulbes permettent le passage de la mauvaise saison. Citez les cas des plantes bisannuelles et des plantes vivaces qui passent la mauvaise saison à l'état de bulbes. Ces végétaux sont des géophytes au sens de Raunkiaer.

Conclusion : elle peut être une ouverture vers les utilisations humaines (alimentation, horticulture).

Les rameaux : organisation, croissance et place dans la multiplication végétative

Ce sujet fait appel à des données venant de plusieurs chapitres à consulter dans le tome 1 (chapitre 13 et TP 12 et 13) et dans le tome 2 (chapitre 6). On se limitera aux angiospermes puisque ce sont les seuls végétaux abordés dans le chapitre 6.

1. Organisation des rameaux d'angiospermes

1.1 Morphologie : nœuds, entre-nœuds, bourgeons

1.2 Anatomie : elle peut être abordée sous forme de coupes transversales et de coupes longitudinales de tiges de monocotylédones et de dicotylédones. Situer en particulier les méristèmes.

2. Croissance

2.1 croissance en longueur : organisation et activité du méristème terminal caulinaire

2.2 croissance en épaisseur : organisation et activité des méristèmes secondaires des dicotylédones (cambium, phellogène).

3. Place dans la multiplication végétative. Se limiter aux cas démonstratifs.

3.1 Marcottage et bouturage (en absence de rameaux spécialisés)

3.2 Participation de rameaux spécialisés : stolons, tubercules, bulbilles préformées.

Conclusion : elle peut être l'occasion de situer la multiplication végétative dans le cycle de reproduction des angiospermes. Les rameaux appartiennent au sporophyte ; dans la multiplication végétative naturelle, ils sont les organes majoritairement impliqués. On peut signaler aussi la multiplication végétative naturelle par les organes que portent les rameaux : les feuilles.

Analyse de documents

Exercice 6.1

Ce document montre une feuille (fronde) de la fougère *Asplenium bulbiferum*. A la face supérieure de cette fronde sont identifiables par leur feuille de jeunes plants de fougère portés par la fronde. Ceci est tout à fait comparable à ce que l'on observe chez des angiospermes comme *Bryophyllum* : formation de nouveaux individus à partir de bulbilles néoformées par et sur des feuilles.

Les structures mises en jeu ? La néoformation de plants complets à partir de tissus foliaires peut être envisagée :

– à partir de cellules somatiques vivantes, différenciées et nucléées capables de dédifférenciation (ce qui exclut les éléments conducteurs du xylème situés dans les nervures : trachéides scalariformes, voir TP9) ;

– à partir de cellules restées indifférenciées (cellules méristématiques du bord du limbe).

Exercice 6.2

Cette technique de multiplication végétative est utilisée chez des végétaux dont les tiges aériennes mises en terre sont capables de former des racines adventives alors qu'elles sont encore en relation morphologique, anatomique et physiologique avec la plante souche. Ici, l'enfouissement d'un tronçon de tige force la néoformation de racines adventives. Ces racines adventives leur permettent de réaliser leur nutrition hydrominérale de façon autonome ; elles prendront totalement le relais des racines de la souche dès que ce nouveau plant en sera affranchi (rupture entre lui et la souche). Cette technique est donc apparentée au marcottage.

Chapitre 7

VRAI/FAUX

1. Faux ; **2.** Vrai, vrai ; **3.** Vrai ; **4.** Vrai ; **5.** Vrai ; **6.** Vrai ;**7.** Faux ; **8.**Vrai ; **9.** Faux ; **10.**Vrai ; **11.** Vrai ; **12.** Vrai ; **13.** Vrai ; **14.** Vrai ; **15.** Vrai ; **16.** Faux ; **17.** Vrai ; **18.** Vrai ; **19**. Faux ; **20.** Vrai.

Questions de synthèse

Les gamètes : des cellules complémentaires

Rassemblez les informations contenues dans les chapitres 12 de l'ouvrage de première année et le chapitre 8.

Introduction : que signifie « complémentaires » ? l'un et l'autre sont indispensables à la formation de l'œuf. Illustrez abondamment.

1. Complémentarités liées à la reconnaissance

1.1 Au niveau des enveloppes de l'ovocyte

1.2 Au niveau des membranes plasmiques

1.3 Particularités des mammifères : la capacitation

2. Complémentarités au niveau des réserves

2.1 Les réserves métaboliques (voir chapitre 12, ouvrage de 1re année)

2.2 Les réserves d'informations (voir chapitre 12, ouvrage de 1re année)

3. Complémentarité au niveau de la motilité

4. Complémentarités au niveau de la formation de l'oeuf

4.1 Les apports mâles

– Le réveil métabolique de l'ovocyte

– Le déblocage de la méiose de l'ovocyte

– L'appareil centriolaire

4.2 Les apports femelles

– La décondensation du noyau mâle

– Les blocages à la polyspermie

4.3 La complémentarité génétique (voir méiose chapitre 8)

Conclusion : bonnes complémentarités qui font obstacle, entre autres, aux fécondations interspécifiques mais exceptions (hybrides). Nécessité des 2 gamètes mais exceptions (reproduction uniparentale voir chapitre 8).

Les gamètes : des cellules différenciées

Dans le cadre de ce chapitre, on limitera le sujet aux animaux et aux mammifères mais il pourrait être traité chez les végétaux (chapitre 5).

Introduction : définissez le sens du mot gamète et quelles sont les fonctions de ces cellules.

1. Les gamètes, des cellules différenciées pour se rencontrer

1.1 Cheminement dans les voies génitales,

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

1.2 Motilité du spermatozoïde

2. Les gamètes, des cellules différenciées pour se reconnaître

2.1 Au niveau de l'enveloppe pellucide
2.2 Au niveau des membranes plasmiques

3. Les gamètes, des cellules différenciées pour fusionner

3.1 Formation des pronuclei
3.2 Fonctions du centriole proximal

4. Les gamètes, des cellules différenciées pour mettre en commun leur génome

4.1 L'amphimixie
4.2 La première division de segmentation

5. Les gamètes des cellules différenciés pour former un zygote et assurer les étapes initiales de son développement (réserves d'informations et d'énergie).

Conclusion : les différenciations ♀ et ♂ sont complémentaires

Voies génitales et fécondation

Conformément au programme, le sujet est réduit aux mammifères. On suivra les gamètes au cours de leur cheminement dans les voies génitales en soulignant les modifications qu'ils y subissent en vue de la fécondation.
Introduction : rappels anatomiques et sur la fécondation interne.

1. Le trajet des spermatozoïdes dans les voies génitales mâle : protection, sécrétion du liquide spermatique

2. Le trajet dans les voies génitales femelle

2.1 Le spermatozoïde : sélection, capacitation

2.2 L'ovocyte II : ovulation et captation par les franges du pavillon

2.3 Fonctions de l'ampoule

Conclusion : les fonctions des voies génitales femelle ne s'arrêtent pas à la fécondation, elles comprennent le développement embryonnaire (protection + nutrition).

Comparez les étapes de la gamétogenèse mâle et femelle chez les mammifères

La question appelle des réponses valables pour les animaux en général et pour les mammifères en particulier (elle pourrait être posée également pour les végétaux, voir chapitre 5). Il ne faut surtout pas traiter un gamète puis l'autre et comparer, il faut comparer étape par étape. La présentation sous forme d'une page partagée en 2 colonnes serait appréciée.

Introduction : définissez la gamétogenèse, fécondation interne, incubation dans le tractus génital maternel (chez les euthériens).

1. Les multiplications goniales

2. La position de la méiose dans la gamétogenèse

3. Particularité mâle : la spermiogenèse/particularité femelle : la folliculogenèse

4. La motilité

5. Les étapes sans réciproque

5.1 La capacitation des spermatozoïdes
5.2 L'achèvement de la méiose femelle

6. Le nombre potentiel de gamètes

Conclusion : dégagez les principales différences et les mettre en relation avec la complémentarité.

En prenant l'exemple de l'espèce humaine, décrivez les mécanismes de reconnaissance cellulaire au cours de la fécondation

Cette question classique ne demande que de puiser les faits dans le cours. Par reconnaissance cellulaire, il faut comprendre également cellule et structure comme la membrane externe de l'acrosome et l'enveloppe pellucide. Plusieurs plans sont possibles : soit traiter les signaux mâles puis femelles soit partir de la chronologie des évènements et souligner le « dialogue » entre les deux. Le second plan est plus astucieux et il permet de répondre plus parfaitement à la question.
Introduction : partez de faits expérimentaux, montrez qu'il y a reconnaissance spécifique et que ces signaux sont portés à différents niveaux (homster).

1. Mise en place des signaux de reconnaissance au cours de la gamétogenèse

1.1 Mâle (épididyme, décapacitation)
1.2 Femelle (sécrétion de l'enveloppe pellucide)

2. Modification des signaux au cours de la migration

2.1 Du spermatozoïde : la capacitation dans l'oviducte
2.2 De l'ovocyte II entouré de l'enveloppe pellucide et des cellules de la corona radiata dans l'ampoule

3. Modification des signaux lors du premier contact

3.1 Déclenchement de la réaction acrosomique
3.2 Le décapage de la corona radiata

4. Reconnaissance et passage au niveau de l'enveloppe pellucide

5. Reconnaissance et fusion au niveau des membranes plasmiques

Conclusion : les signaux sont spécifiques mais le phénomène est général, étendre en dehors des mammifères.

Analyse de documents

1. Voir chapitre 7, § 7.2.1 et 7.3.1b.

2. Figure 7.16c : la protéine PH20 est située sur la membrane plasmique au niveau de l'acrosome. Après la réaction acrosomique la protéine PH20 est libérée. Deux hypothèses peuvent être émises :

– elle est libérée de la membrane, peut-être grâce à des enzymes contenues dans l'acrosome ;

– elle reste accrochée à des fragments de membrane.

Bien que les conditions de la centrifugation ne nous soient pas données, le fait qu'elle soit dans le surnageant laisse penser qu'elle est libre,

3. La protéine PH20 a causé la dispersion des cellules folliculaires et leur détachement de la zone pellucide (on sait que l'acide hyaluronique participe au ciment cellulaire). Sa neutralisation par des anticorps empêche cette action.

4. La protéine PH20 provoque la disparition de l'acide hyaluronique : c'est une hyaluronidase.

5. La protéine PH20 est une hyaluronidase, fixée à la membrane plasmique, elle est libérée au moment de la réaction acrosomique, elle est spécifique. La hyaluronidase favoriserait la dispersion des cellules folliculaires mais surtout la disjonction des protéines ZP1, ZP2 et ZP3 de la zone pellucide et favoriserait ainsi le passage de la zone pellucide par le spermatozoïde.

Chapitre 8

VRAI/FAUX

1. Faux ; **2.** Faux, faux, vrai ; **3.** Faux, faux ; **4.** Vrai ; **5.** Faux ; **6.** Vrai ; **7.** Faux ; **8.** Vrai ; **9.** Faux ; **10.** Vrai ; **11.** Vrai ; **12.** Faux ; **13.** Vrai .

Questions de synthèse

Comparez mitose et méiose

Ce sujet, bien que classique, révèle souvent des confusions ou des approximations, particulièrement à propos de la méiose. Faire appel aux connaissances acquises en première année (chapitre 11).

Il est utile, dans un premier temps, de décrire les étapes de chacune des 2 divisions. Le plus clair est de le faire par des schémas, sur 2 pages différentes, en prenant l'exemple de cellules dans lesquelles 2n = 4. L'emploi de couleurs pour figurer les chromosomes homologues d'origine paternelle et maternelle est conseillé. Comparez le déroulement des 2 divisions point par point risque d'être difficile puisque la mitose est une seule division alors que la méiose en comporte 2. Les étapes du plan peuvent être les suivantes :

1. Comparaison des cellules impliquées dans ces 2 modalités :
  1.1 Cellules somatiques pour la mitose
  1.2 Cellules germinales pour la méiose (souligner qu'en dehors de la méiose, les cellules germinales se multiplient par mitose).

2. Comparaison de la durée de ces 2 types de division

3. Comparaison des mécanismes
  3.1 Mitose et première division de méiose
  3.2 Mitose et seconde division de méiose
  3.3 Bilan des similitudes et des différences

4. Conséquences génétiques
  4.1 Reproduction conforme (modulez : crossing-over mitotiques, mutations, recombinaisons, transposons, chromosome X actif)
  4.2 Reproduction non conforme (recombinaisons, originalité génétiques des gamètes)

Conclusion : soulignez qu'en l'absence de multiplication végétative, seules les modifications génétiques touchant les cellules germinales sont pérennes.

Les chromosomes

Ce sujet assez étendu fait appel à des connaissances acquises en au cours des 2 années et il nécessite un effort de synthèse. Utilisez une méthode présentant les fonctions avant les structures.

Introduction : définissez «chromosome» d'après l'étymologie (corps coloré)

1. Les chromosomes portent l'information génétique
  1.1 De la génétique à la cytologie, approche épistémologique
  1.2 Les chromosomes sont des structures polymorphes
  – Différents aspects au cours du cycle cellulaire eucaryote
  – Différentes formes chez les procaryotes et les organites
  – Agencement de l'ADN et des nucléo-protéines au sein du chromosome
2. Les chromosomes expriment l'information génétique de la cellule
  2.1 Variations structurales (ex. de la cellule pancréatique)

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

2.2 Expression de l'information : la transcription
– Les ARNm
– Les ARNr
– Les ARNt

3. Les chromosomes transmettent de l'information génétique
3.1 La duplication de l'ADN
3.2 La transmission conforme
3.3 La transmission non conforme

Conclusion : les chromosomes sont labiles dans leur structure et dans leur contenu. Donnez une définition du chromosome (fonctions, structure).

Paroi végétale et fécondation des angiospermes

Le traitement de ce sujet nécessite de s'appuyer sur divers chapitres, dont celui sur la reproduction sexuée des angiospermes.

Introduction : les cellules végétales sont pour leur grande majorité entourées d'une paroi.

Paroi végétale : matrice extracellulaire constituant une interface mécanique et biochimique

Fécondation : rencontre et union de gamètes permettant la constitution d'un oeuf.

Et : comment la paroi végétale intervient-elle dans la fécondation ? Quelles fonctions assure-t-elle ? Comment autorise-t-elle la plasmogamie, étape importante de la fécondation ?

On peut suivre un plan basé sur la chronologie de la fécondation.

1. Paroi végétale et gamétophyte mâle
Présentez les gamétophytes : grain de pollen et sac embryonnaire ; ce dernier reste inclus dans le macrosporange. Se poser le problème de la rencontre des gamètes. Le grain de pollen, gamétophyte mâle, formé dans l'anthère est transporté jusqu'au stigmate. Cette étape nécessite d'abord la libération de ces grains puis leur transport en milieu aérien et la survie de leur contenu à ce transport.

1.1 Paroi des cellules de l'assise mécanique et libération du pollen
Montrez les épaississements de cinq parois sur six ; dessiccation ; forces anisotropes, déchirure, ouverture : libération du pollen

1.2 Exine et protection du pollen pendant la pollinisation
Milieu aérien déssèchant ; contenu pollinique fragile, futurs gamètes mâles ; sporopollénine de l'exine, hydrophobe (pertes en eau faibles) et très résistante.

2. Paroi végétale et reconnaissance du pollen

2.1 Utilisez l'auto-incompatibilité sporophytique : la montrer ; exposez ses bases génétiques et moléculaires. Elle fait intervenir des molécules pariétales : protéines du manteau pollinique élaborées par les cellules du tapis et des récepteurs pariétaux et membranaires des cellules stylaires.

2.2 Rôle signalétique de la paroi ; limitation de l'autofécondation.

3. Paroi végétale et conduction des gamètes mâles jusqu'au sac embryonnaire
Gamètes mâles non motiles : le rapprochment des gamètes est assuré par la croissance pariétale d'un tube pollinique, vecteur des gamètes (siphonogamie). Montrez sa croissance (utilisation de molécules stylaires), son cheminement, son guidage.

4. Paroi végétale et plasmogamie
Cellules végétales : en général présence d'une paroi qui est un obstacle au contact de deux plasmalemmes.
Les gamètes mâles sont des protoplastes : cellules végétales sans paroi.
Le sac embryonnaire comporte des parois incomplètes : une fois libérés dans la synergide, les gamètes mâles ne rencontrent plus de paroi pour s'unir à l'oosphère et à la cellule du sac.

Conclusion : matrice extracellulaire aux rôles multiples (mécanique, signalétique). Dans la fécondation animale (des mammifères), intervient une matrice extracellulaire fondamentale, la zone pellucide, qui permet la reconnaissance des gamètes, et qui ensuite constitue un obstacle à la polyspermie.

Analyse de documents

1. Figure 8.22a : Chromosomes denses, formés de 2 chromatides, les homologues ne sont pas appariés, mitose métaphasique

2. Figure 8.22b : Chromosomes denses, formés de 2 chromatides, les homologues sont appariés au niveau de chiasmas mais ont tendance à s'écarter : fin de prophase de 1re division méiotique, stade diacinèse.

3. Figure 8.22c : 2 lots de chromosomes séparés : anaphase. Chaque chromosome est formé de 2 chromatides : anaphase de 1re division de méiose.

Figure 8.22d : dans chaque cellule fille les chromosomes sont formés de 2 chromatides, ils sont épais : fin de prophase ou métaphase. Chaque chromosome n'est représenté qu'à un seul exemplaire : seconde division méiotique.

Chapitre 9

QCM

1. b réponse partielle, **c** réponse partielle. La définition comporte b et c ; **2. a** ; **3. a** pour certaines ; **4.** trois réponses négatives ; **5.** trois réponses négatives ; **6. b** parfois ; **d** oui, cf. les ribosomes ; **7.** trois réponses négatives ; **8. b** ; **9.** trois réponses positives ; **10. b** et **c**.

Questions de synthèse

Les micro-organismes autotrophes au carbone

Définir micro-organismes et surtout autotrophes au carbone : qui ont la possibilité de se nourrir à partir du seul carbone minéral. Or, ces organismes, comme tous les êtres vivants, fabriquent leur propre matière, c'est-à-dire de la matière organique, comportant un carbone réduit.

Introduction : comment ces micro-organismes sont-ils capables de réduire le carbone minéral en carbone organique ? C'est-à-dire à partir de quel équipement enzymatique, de quel pouvoir réducteur et de quelle source d'énergie ? Quelle est l'importance de ces micro-organismes ?

1. Les micro-organismes autotrophes au carbone réduisent le carbone minéral

1.1 Des micro-organismes variés sont capables de vivre avec le CO_2 comme seule source de C.

Cyanobactéries, bactéries pourpres et vertes, bactéries de la nitrification : des micro-organismes photosynthétisants et des micro-organismes non photosynthétisants

1.2 La réduction du C dans le cycle de Calvin

Dans le cytosol, rubisco ; montrer l'utilisation de l'ATP et de NADPH,H^+ ou de NADH,H^+

Autre possibilité, cycle de Krebs « inverse » ; assimilation du carbone ; origine de tous les composés organiques.

Comment ces organismes se procurent-ils ATP et pouvoir réducteur ?

2. L'obtention d'un pouvoir réducteur et d'un équivalent énergétique par une phase photochimique

2.1 La phase photochimique de la photosynthèse oxygénique des cyanobactéries

2.2 La phase photochimique de la photosynthèse anoxygénique des bactéries pourpres

Photolitho ou organotrophie.

3. L'obtention d'un pouvoir réducteur et d'un équivalent énergétique par une respiration aérobie

3.1. La mise en évidence d'une oxydation de l'azote par des micro-organismes

3.2. Une respiration aérobie à donneur minéral

3.3. La diversité des chimiosynthèses

4. Importance écologique des micro-organismes autotrophes au carbone

4.1. Des micro-organismes producteurs primaires dans des écosystèmes avec lumière (photosynthèses diverses) et sans lumière (cf. oasis de vie des grands fonds)

rappel de l'importance des cyanobactéries dans les réseaux trophiques aquatiques

4.2. Des micro-organismes assurant parallèlement des fonctions essentielles dans le recyclage d'éléments cf. la minéralisation de l'azote, du soufre… par les bactéries chimiosynthètiques

Conclusion : insistez sur la production primaire, l'entrée d'énergie dans les écosystèmes et sur les deux types de métabolisme autorisant cette autotrophie. Ouvrir : cf. les végétaux chlorophylliens.

Les micro-organismes autotrophes à l'azote

Reprenez divers points du sujet précédents. Définitions : micro-organismes, autotrophes. Le cas de l'azote, quel azote est considéré comme minéral (voir chapitre 5, § 5.2.4, ouvrage de première année). L'azote est incorporé dans diverses molécules fondamentales comme les protides, les nucléotides …

Introduction : comment les micro-organismes réalisent-ils cette autotrophie à l'azote ? Par quels processus biochimiques ?

Quelle est leur importance écologique ?

1. Divers micro-organismes réalisent une réduction assimilatrice de l'azote

1.1 Des bactéries et des champignons réduisent l'azote nitrique

1.2 Des bactéries libres ou symbiotes sont diazotrophes

Pour ces deux § montrer la source azotée, minérale ; définir ainsi l'autotrophie à l'azote.

L'azote réduit est utilisédans la synthèse d'acides aminés

2. La réduction assimilatrice de l'azote est réalisée selon deux voies différentes :

2.1 Une réduction selon une voie partagée avec les végétaux chlorophylliens :

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

– réduction des nitrates et nitrites en ion ammonium ; les enzymes impliquées, le pouvoir réducteur utilisé.

2.2 Une réduction exclusivement réalisée par certains micro-organismes, les bactéries diazotrophes :
– réduction du diazote catalysée par la nitrogénase…

3. Importance des micro-organismes autotrophes à l'azote

Insistez sur les diazotrophes : apport naturel au sol d'un azote assimilable…
Remarque : la réduction non assimilatrice (respiration nitrate) ne peut être retenue dans le cadre de ce sujet : Le diazote qui en résulte n'est pas directement utilisé par le micro-organisme.

Conclusion : revenez sur l'importance écologique ; soulignez la voie commune avec les végétaux chlorophylliens ; ouvrez : autotrophie à d'autres élémnets, soufre, phosphore…

Importance écologique des micro-organismes

Introduction : quelles fonctions essentielles assurent-ils dans les écosystèmes ? au niveau du biotope, de la biocénose ? Quelles sont les répercussions de leur métabolisme sur les écosystèmes auxquels ils appartiennent ?

Remarque : le contenu du programme limite le traitement de ce sujet : nous n'envisagerons pas les relations de parasitisme (et la pathogénicité), ni diverses symbioses, ni le saprophytisme des mycéliums.

1. Des micro-organismes producteurs primaires grace à leur photosynthèse

1.1 Reprendre ce qui précède : montrer comment les photosynthèses, oxygéniques et anoxygéniques, permettent d'acquérir le pouvoir réducteur et l'ATP qui sont ensuite utilisés dans la réduction du carbone minéral.
1.2 Source de composés organiques pour des consommateurs primaires : prendre un exemple d'écosystème, cf. eaux océaniques.
1.3 Exploitation optimale de l'énergie lumineuse : cf. spectres des chlorophylles et des bactériochlorophylles

2. Des micro-organismes producteurs primaires grace à leur chimiosynthèse

2.1 Montrez comment la respiration aérobie à donneur minéral permet d'acquérir pouvoir réducteur et ATP. La réduction du dioxyde de carbone…
2.2 Entrée de l'énergie dans des écosystèmes sans lumière : oasis de vie des grands fonds.

3. Des micro-organismes libres ou symbiotes incorporant de l'azote dans les sols

3.1 Rappelez l'importance de l'azote dans l'alimentation des végétaux chlorophylliens. Souligner l'importance des nitrates, facilement lessivables…

3.2 Montrez comment la diazotrophie de bactéries libres ou symbiotes permet un apport d'azote dans les sols à partir du diazote atmosphérique. Présenter la nitrogénase et les divers aspects de son fonctionnement

3.3 Citez le rôles des bactéries nitrifiantes que l'on reprend dans ce qui suit

4. Les micro-organismes décomposeurs et le recyclage des éléments

4.1 Montrez comment par leur catabolisme ils contribuent à oxyder la matière organique morte, c'est-à-dire à recycler le carbone, l'azote, le soufre…

4.2 Rappelez la diversité de leur métabolisme et sa plasticité qui leur permet de tout oxyder

4.3 Rappelez que certaines étapes du cycle de l'azote sont uniquement assurées par des micro-organismes

4.5 Soulignez cependant qu'une partie échappe à cette oxydation, cf. kérogène…

Conclusion : reprenez les fonctions essentielles, producteurs, consommateurs, décomposeurs… Soulignez le rôle fondamental dans la minéralisation. On peut parler d'un monde bactérien…

Plasmalemme bactérien et métabolisme énergétique

Introduction : comment la membrane plasmique participe-t-elle au métabolisme, catabolisme oxydatif et anabolisme ? Par quelles molécules, par quelles fonctions ?

1. Le plasmalemme bactérien support de chaînes photosynthétiques

1.1 Présentez une chaîne de photosynthèse anoxygénique
1.2 Montrez comment le plasmalemme participe, au transfert des électrons et à la translocation de protons : membrane séparant deux compartiments, possibilité d'établir une différence de potentiel électrochimique.

2. Le plasmalemme bactérien support de chaînes respiratoires

2.1 Présentez une chaîne respiratoire et son fonctionnement
2.2 Soulignez la diversité de ces chaînes et leur importance dans la minéralisation

3. Le plasmalemme bactérien support d'ATP synthase

3.1 La synthèse d'ATP à partir de la différence de potentiel établie par les chaînes précédentes

3.2 La possibilité de fonctionner en ATPase

4. Le plasmalemme bactérien, une membrane aux fonctions multiples

4.1 Présence de nombreux transporteurs qui assurent les échanges nécessaires au métabolisme énergétique.

4.2 C'est la seule membrane pour de nom-breuses bactéries, cellules unicompartimentées. Elle supporte diverses enzymes, des pigments…

4.3 Rappelez que cette membrane est vraisemblablement à l'origine des crêtes mitochondriales et des thylakoïdes, théorie endosym-biotique…

Conclusion : le plasmalemme est une interface essentielle, support de nombreuses fonctions. Parlez de la théorie endosymbiotique et de l'origine de l'état eucaryote…

Analyse de documents

Exercice 9.1

La leghémoglobine saturée en dioxygène par le bullage perd progressivement ce dioxygène dont on peut envisager une consommation : l'oxydation du succinate par une respiration aérobie,

On teste l'activité réductrice de la nitrogénase. Elle augmente de façon affine avec le temps. Parallèlement, la quantité de dioxygène dissous dans le milieu diminue. On peut émettre l'hypothèse d'une consommation de dioxygène en relation avec l'activité réductrice de la nitrogénase. La respiration est indispensable à l'activité de la Nase en fournissant l'ATP nécessaire.

On peut aussi envisager un fonctionnement de la nitrogénase inhibé par le dioxygène : la réduction est de plus en plus intense et continue laors que la concentration en dioxygène est nulle.

L'activité réductrice en présence d'un métabolite oxydable, malate ou succinate, augmente. Cela confirme l'hypothèse précédente, l'intensité respiratoire influence directement l'activité réductrice. Cette activité nécessite un produit de la respiration. Les deux substrats, malate et succinate n'ont pas le même effet. Le malate engagé dans le catabolisme respiratoire produit moins d'ATP que le succinate.. Lorsque le dioxygène dépasse une certaine concentration il entraîne une diminution de l'activité réductrice : le dioxygène inhibe cette activité,

Exercice 9.2

Les nombres d'oxydation de l'azote dans les nitrites est de +3, dans NO de +2 et dans N_2O de +1.

Dans les deux courbes les quantités de N_2O et de NO augmentent en présence des bactéries et d'ions nitrites, et en absence de dioxygène. Ces composés dérivent des nitrites (courbe 4, figure 9.20a). On peut émettre l'hypothèse que la bactérie, en anaérobiose, réduit l'azote nitrique. Cette réduction passe par un intermédiaire, NO, ce qui explique la partie croissante puis décroissante de la courbe en fonction du temps. La courbe relative au N_2O ne présente qu'une phase croissante : ce composé est issu de la réduction du NO ; peut-être est-ce le produit final de la réduction, peut-être est-ce un intermédiaire. Dans ce dernier cas il aurait fallu observer son évolution sur une plus longue durée pour observer sa décroissance.

On peut relier directement la réduction à l'activité des bactéries : elle n'a pas lieu en leur absence (courbe 3 figure 9.20a), elle est directement fonction de la concentration de la population bactérienne (courbes 1 et 2 figure 9.20a).

L'absence de dioxygène semble nécessaire à cette activité. Il aurait fallu le vérifier par des mesures avec une suspension mise en présence de dioxygène. Soit ces bactéries sont des anaérobies strictes, soit c'est leur activité fermentaire, en absence de dioxygène qui est responsable de cette réduction. En fait, ces bactéries sont des anaérobies strictes qui réalisent une respiration anaérobie nitrate qui participe à la dénitrification.

Chapitre 10

QCM

1. Au minimum 2, ce peut-être plus de deux. Les corrélations hormonales sont : **a** des corrélations à longue distance, **b** des corrélations courtes, **c** peuvent être les deux ; **2.** Une corrélation nerveuse est en général une corrélation longue. Il ne faut cependant pas oublier qu'une synapse chimique est une corrélation paracrine. On peut retenir, en précisant la réponse, les propositions **a** et **c** ; **3. a ; 4. a** et **c** Il existe des cas où le neurotransmetteur agit en messager autocrine sur le côté présynaptique. Nous avons d'ailleurs souligné que paracrinie et autocrinie sont fréquemment liées ; **5. b** et **c** peut être codé en fréquence. N'oubliez pas que le message nerveux a une composante électrique codée en fréquence et une composante chimique (le neurotrans-

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

metteur des synapses chimiques) codée en concentration ; **6. d** notons cependant que les cellules des ilots de Langherans émettent des potentiels d'action ; **7. d** ; **8. b** n'oubliez pas les synapses électriques, de type jonctions communicantes ; **9. a**.

Chapitre 11

QCM

1. a ; 2. c ; 3. b, c, l'insuline possède un autre type de récepteur non envisagé dans ce programme ; **4. a** ; **5. b,** réponse **c** si on considère que sa liaison par covalence à la membrane la fait apartenir à cette structure ; **6. a, b** ; **7. b** ; **8. b, c** ; **9. c** ; **10. a** ; **11. d** ; **12. a, b** ; **13. c** ; **14. b, c** ; **15. a** ; **16. b, c**, dans le cas de la réception de certains messagers ; **17. b** ; **18. c** ; **19. b** ; **20. a** ; **21. c** ; **22. b, d** ; **23. a**, d ; **24. b, c** ; **25. b, c** ; **26. b**.

Questions de synthèse

Interactions récepteurs périphériques/ligands

Récepteurs périphériques : molécules de la membrane plasmique sur lesquelles viennent se lier les messagers.
Ligand : toute molécule qui se lie aux précédents.
Interaction : influence réciproque de ces deux types de molécules
Quelles sont ces interactions ? Comment se réalisent-elles ? Quelles en sont les conséquences ?

1. Les récepteurs périphériques, sites de liaison de messagers divers

1.1 Mise en évidence d'une liaison récepteur périphérique/messager

1.2 La diversité des messagers et récepteurs mis en cause

Dans le cadre du programme : récepteur nicotinique, RCPG ; hors programme récepteur tyrosine-kinase

1.3 Modalités et conséquences de la liaison au niveau du récepteur

Montrez le site de liaison, pour le nRAch, pour les RCPG

Conséquence : changement de conformation du récepteur et la réponse de la cible (PPSE) ou le début de la transduction (messager à RCPG).

2. La liaison récepteur périphérique/protéine G

2.1. Mise en évidence de la protéine G

2.2. Sa liaison avec le complexe récepteur/messager : le début de la transduction membranaire

2.3. Une amplification de la réponse par nouvelle liaison protéine G/récepeteur-messager

2.4. Une dissociation « prématurée » des divers acteurs : la désensibilisation des récepteurs

3. Les conséquences des interactions récepteurs/ligands

3.1. Une transduction directe, la transmission du message nerveux dans une synapse à nRAch

3.2. Une transduction membranaire plus complexe activant des cibles membranaires diverses

Conclusion : importance des protéines et de leur conformation ; importance de la fluidité membranaire ; coopération intermoléculaire à l'origine de la réponse de la cible. Ouvrez sur les récepteurs intracellulaires.

Mode d'action comparé des hormones hydrosolubles et des neurotransmetteurs

Mode d'action : façon dont le messager agit sur sa cible ;
Hormones : messagers chimiques ;
hydrosolubles : à récepteurs périphériques……
neurotransmetteurs : messagers chimiques paracrines ou autocrines impliqués dans la transmission d'un message nerveux
Il s'agit de comparer la façon dont ces deux types de messagers agissent sur leur cible. Le développement ci-dessous ne comporte que des éléments abordés dans le programme : neurotransmetteurs noradrénaline et acétylcholine ; hormones hydrosolubles agissant sur des RCPG.

1. Hormones hydrosolubles et neurotransmetteurs sont des messagers chimiques impliqués dans des corrélations informatives

Exemple de l'exercice musculaire impliquant Ach au niveau des muscles striés squelettiques, adrénaline et glucagon. Il s'agit de messagers chimiques. Hormones hydrosolubles empruntant la voie sanguine (corrélation endocrine) et neurotransmetteurs la lymphe interstitielle (corrélation paracrine et autocrine) ; concentrations différentes, durées de vie différentes.

2. Hormones hydrosolubles et neurotransmetteurs agissent via des récepteurs périphériques

2.1 Montrez dans les deux cas la réception périphérique.

2.2 Présentez les récepteurs : nRACh, RCPG, protéines membranaires.

3. Les deux types de transduction membranaire mise en jeu lors de la liaison de ces messagers avec leur récepteur

3.1 Une transduction directe autorisant une réponse rapide (Ach et nRAch)

3.2 Une transduction indirecte à l'origine d'une réponse plus lente, amplifiée
Ach et récepteurs muscariniques, adrénaline et glucagon et RCP.

Conclusion : messagers chimiques à récepteurs périphériques ; transduction membranaire directe et indirecte pour les neurotransmetteurs, indirecte pour les hormones hydrosolubles. Ouvrez sur les récepteurs intracellulaires

Propriétés de la membrane plasmique et réponse de la cellule cible à un messager intercellulaire

Il s'agit de montrer les qualités particulières (propriétés) de la membrane plasmique de la cellule cible impliquées dans la réponse à un messager, neurotransmetteur ou hormone. Quelles sont ces qualités et comment permettent-elles d'engendrer une réponse ?

1. La réceptivité de la membrane des cellules cibles
Réceptivité : aptitude à recevoir ; montrer que la membrane lie divers messagers ; notion de récepteur périphérique ; les présenter.

2. Fluidité membranaire et transduction du message
Possibilité de mouvement des molécules membranaires au sein de la membrane. Montrer comment la fluidité autorise le contact entre divers acteurs et comment ce contact permet la transduction. Focaliser sur la protéine G et ses interactions avec le complexe récepteur – messager et avec les cibles membranaires : adénylyl-cyclase et phospholipase C.

3. Perméabilité membranaire et réponse de la cellule cible
Perméabilité : aptitude à laisser passer, à être franchi.

3.1 Modification temporaire de la perméabilité membranaire de la cellule cible

Ach et nRAch ; PPSE.

3.2 Perméabilité de la cellule cible aux messagers lipophiles
Récepteurs intracellulaires…

Conclusion : la membrane plasmique est une interface essentielle par sa position, rôle fondamental dans la réception de messagers et la réponse de la cible, soit en intervenant dans la transduction (messagers à récepteurs périphériques) soit en laissant entrer les messagers dans la cellule cible (messagers lipohiles). Ouvrez en signalant les autres rôles informatifs de cette membrane, liés à ses propriétés : genèse et conduction du message nerveux.

Les synapses

Ce sujet n'est traité qu'avec les notions du programme. Il inclut des notions développées dans les chapitres 17, 18 et 19.
Etymologie : « joindre ». Jonction entre un neurone et une cellule nerveuse ou non (nous verrons au §4 que cette définition doit être élargie). Il s'agit donc d'une jonction cellulaire. Comment est-elle organisée ? Quelles sont ses fonctions ? Le pluriel utilisé dans le sujet invite à présenter divers types de synapses.

1. Les synapses, zone de contiguïté entre un neurone et une cellule voisine

1.1 Partir de la commande de l'activité d'un muscle squelettique ; montrer les structures mises en jeu : chaîne de neurones, entre lesquels il existe des synapses (synapse interneuronale) et cellules musculaires (unité motrice avec synapses neuro-musculaires).

1.2 Présentez la structure de la jonction neuromusculaire avec les trois secteurs, présynaptique, espace et postsynaptique.
Comment le message est-il transmis de l'un à l'autre.

2. Les synapses chimiques assurent la transmission d'un message par une corrélation paracrine entre un neurone et une cellule voisine

2.1 Présentez la notion de neurotransmetteur, travaux de Loewi

2.2 Montrez comment ce neurotransmetteur est libéré. Codage en concentration.

3. Les synapses modulent et contrôlent le message

3.1 Les synapses chimiques peuvent être excitatrices ou inhibitrices. Terminez les explications présentées auparavant pour la jonction neuromusculaire, notion de synapse excitatrice ; délai dans la transmission du message

3.2 Présentez une corrélation avec synapse inhibitrice, cf. les voies efférentes orthosympathiques cardiaques

3.3 La transduction au niveau postsynaptique peut être directe (cf. jonction neuromusculaire) ou indirecte (cf. Ach et noradrénaline sur le cœur).

3.4 Le messager chimique est rapidement neutralisé, condition essentielle d'une corrélation correcte.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Le message nerveux présente deux composantes, électrique et chimique. Il existe un véritable traitement de l'information au niveau synaptique.

4. Des synapses électriques assurent la transmission rapide d'un message

4.1 Montrez leur structure, jonctions communicantes de la composante longitudinale des traits scalariformes.

4.2 Couplage électrique des membranes des deux cellules voisines, pas de délai dans la transmission (différence avec la synapse chimique) ; importance fonctionnelle, transmission rapide du message à l'étage auriculaire puis à l'étage ventriculaire.

Conclusion : zones de contiguïté entre deux cellules avec des structures particulières, véritables jonctions cellulaires impliquées dans la transmission d'un message entre deux cellules dont la première est souvent un neurone. Transmission signifiant à la fois passage d'une cellule à l'autre et aussi traitement du message à ce niveau. Zones essentielles dans une corrélation. Ouvrez sur les autres jonctions intercellulaires.

Message nerveux et message hormonal

Un organisme animal pluricellulaire est constitué d'organes de localisation et de fonctions différentes mais qui participent tous à sa vie. Un organisme est donc un tout, une entité fonctionnelle grâce à la coopération entre les divers organes. Celle-ci suppose qu'il existe entre eux des corrélations informatives, une communication.

Toute communication comporte la genèse et l'émission d'un message par un émetteur. Ce message est ensuite véhiculé par une voie de communication jusqu'à une cible où est assurée sa transduction. Un message est donc avant tout un véhicule d'information. La communication au sein d'un organisme animal fait intervenir deux types de corrélations informatives impliquant deux types de messages, nerveux et hormonal.

Quelle est la nature de ces messages ? De quoi sont-ils constitués, quel est leur support ? Comment sont-ils engendrés et émis ? Comment sont-ils véhiculés ? Comment sont-ils reçus et traduits en une réponse par la cellule cible ?

Cette étude se fera en comparant et en associant (« et ») les deux types de messages. Nous commencerons par caractériser les messages au niveau des voies de communication (là où leur analyse est la plus facile). Nous montrerons comment ils sont codés par les émetteurs. Le décodage au niveau des cellules cibles permettra d'envisager la réponse au stimulus initial. Leur importance à l'échelle de l'organisme sera dégagée dans une dernière partie.

1. Les messages nerveux et hormonaux sont des informations véhiculées par des voies différentes

1.1 Des messages écrits avec des symboles différents

– Partir de l'exemple des corrélations mises en jeu dans l'exercice musculaire, montrez que sur les voies on peut recueillir et doser une ou des hormones (voie sanguine), enregistrer des trains d'onde.
– Dans les deux cas, c'est une information véhiculée, écrite à partir d'un nombre fini de symboles (messagers) associés par des règles de construction (code, codage en concentration, en fréquence) = un message.
– Les messagers sont de deux types : électrique et chimique. Le message nerveux fait aussi intervenir des messagers chimiques : il a donc deux composantes, électrique et chimique.

1.2 Des voies différentes conduisent les messages

– Plasmalemmes des neurones : propagation décrémentielle (potentiels électrotoniques), de proche en proche ou de nœud de Ranvier en nœud de Ranvier (potentiels d'action).
– Voie sanguine, transport sous forme combinée ou non à un transporteur (une protéine) sanguine

1.3 Des voies conditionnées par la morphologie de la cellule émettrice

– Un message émis par une cellule à très longs prolongements : faible espace entre elle et la cible : message électrique conduit par le plasmalemme puis relais par un message chimique (neurotransmetteur).
– Un message émis par une cellule de forme plus banale, très éloignée de sa cible ; message pris en charge par un tissu liquide convecté, le sang, corrélation endocrine.

Faire un schéma récapitulant les deux voies ; y placer les questions abordées par la suite.

2. Des messages codés par des cellules émettrices excitables

2.1 Un message électrique engendré par une variation de perméabilité membranaire

– Un exemple de genèse, neurone intégrant divers messages
– Variations de la perméabilité membranaire
– Codage en fréquence
– Notion de cellules excitables : neurones, cellules musculaires, diverses cellules secrétrices..

2.2 Des messages chimiques élaborés par des cellules secrétrices

– Pour les hormones, la réponse est à la limite du programme, on n'a pas à envisager ces aspects. On peut cependant se baser sur les TP (ilots de

Langherans) et le cours de première année protéosynthèse et exocytose.

– Pour les neurotransmetteurs, cf synapse neuromusculaire pour l'élaboration et la libération.

3. Des messages reçus par une cible qui répond au stimulus initial

3.1 Des messages reçus par des récepteurs localisés différemment

– Récepteurs périphériques seulement pour les neurotransmetteurs du message nerveux

– Récepteurs périphériques et intracellulaires pour les hormones du message hor-monal

– Présentez les divers récepteurs, nRAch, RCPG et récepteurs nucléaires : montrer les divers domaines.

3.2 La transduction d'un message nerveux ou hormonal par l'activation d'un récepteur périphérique

– Transduction directe d'un message nerveux : Ach et nRAch

– Transduction indirecte d'un message nerveux ou hormonal

3.3 La transduction d'un message hormonal via un récepteur intracellulaire

Action plus lente sur le génome.

Messages entraînant une réponse rapide (message nerveux et synapse à nRAch), une réponse plus lente (hormones hydrosolubles et neurotransmetteurs dans certains cas), une réponse lente, profonde (hormones lipophiles).

4. Messages nerveux et hormonal sont les fondements de l'unité d'un organisme

4.1 Reprenez les exemples de corrélations, exercice musculaire, stress ; constatez que les corrélations font intervenir messages nerveux et hormonal ; constater que des cellules nerveuses peuvent sécréter des hormones (cf. hypothalamus) ; messages nerveux et hormonal peuvent être associés.

4.2 Importance de ces deux voies dans l'unité de l'organisme : intégration du fonctionnement des divers organes dans l'organisme.

Conclusion : reprenez les caractéristiques essentielles de ces deux types de messages ; notion de corrélations informatives. ouvrez sur les végétaux, corrélations informatives (cf. phytohormones et parfois potentiels d'action cf. Sensitive), ou sur l'autre type de corrélation qui fonde l'unité d'un organisme, les corrélations trophiques. On peut aussi ouvrir sur les messages entre organismes ou sur les messagers intracellulaires ou sur les messagers paracrines et l'harmonie du développement…

Analyse de documents

Exercice 11.1 : La fluorescence est d'abors présente dans l'ensemble du cytoplasme, puis dans la totalité de la cellule et enfin dans le noyau. La cellule transfecteé exprime le récepteur lié à la GFP. Sa localisation est d'abord cytoplasmique. L'ajout de testostérone, messager lipophile induit une localisation de la fluorescence dans l'ensemble de la cellule puis exclusivement dans le noyau : le récepteur est passé, sous l'influence du messager dans le noyau. Prolonger les xeplications en utilisant les données de cours, messager lipophile agissant via un récepteur intracellulaire sur le génome.

Exercice 11.2 : Les observations points de départ de l'analyse sont regroupées dans les colonnes activité de l'adénylyl-cyclase. L'activité la plus forte est obtenue pour les constructions complètes. Cette activité necessite les trois acteurs, R, G et C et le messager. Une activité de base existe malgré tout sans messager. Est-ce une activité normale ou une activité due aux conditions expérimentales ?

Entre les divers essais il existe des différences, de plus le 3e essai donne des résultats inférieurs à ceux de la construction partielle G + C. On peut envisager un problème de purification plus ou moins bonne des diverses fractions utilisées. D'ailleurs si l'on observe les résultats des constructions sans C, on note malgré tout une faible activité, ce qui est un argument de plus en faveur d'une purification plus ou moins bonne des diverses fractions.

Ces constructions confirment le rôle intermédiaire joué par la protéine G et la constitution d'une chaîne de transduction comportant au moins trois types d'acteurs : récepteur, protéine G et cible membranaire. Remarquons qu'il manque un protocole : activité de C en présence de INE seul.

Figure 11.31 ; tracé 1/tracé 2 : nécessité de isoprénaline plus GTP pour une activité accrue de AC. Isoprénaline est l'agoniste. Le GTP est indispensable par sa liaison à la protéine G. Notons qu'en l'absence de ces conditions il existe quand même une activité : artéfact ou réalité physiologique ? Le propanolol n'a pas d'effet, soit il n'intervient pas, soit il se lie sans action, il s'agirait alors d'un antagoniste (ce qui est le cas mais on ne peut le dire d'après ces données).

Figure 11.32 : On se place en conditions d'activité optimale.

propanolol et isoprénaline (courbe 1)/isoprénaline (courbe 2) : confirme le rôle d'agoniste de l'isoprénaline et permet de valider l'hypothèse d'antagoniste du propanolol. L'adrénaline (courbe 3) et la terbutaline (courbe 4) sont des agonistes beaucoup moins actifs que l'isoprénaline.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Chapitre 12

QCM

1. b, de certaines cellules eucaryotes, les cellules excitables ; **2. b** et **c** ; **3. b**, mais pas toujours, **c** ; **4. c** ; **5. c** ; **6. b**, **c**, ne doit pas être retenue : il existe des potentiels sodiques, calciques ; **7. b** ; **8. a**, dans les conditions de l'organisme ; **b**, dans un montage ; **c**, pour certaines dendrites ; **9. a**, **b**, **c** ; **10. c** ; **11. a**, **b** ; **12. b**.

Questions de synthèse

Le message nerveux

Message : véhicule d'informations. Nerveux : message élaboré et conduit par les neurones

Comment est structuré ce message ? Comment est-il élaboré, conduit, transmis ? Quelle est son importance au sein de l'organisme animal ?

1. Des corrélations informatives impliquent un message nerveux au sein de l'organisme animal

Exemple de la commande de l'exercice musculaire ; enregistrement sur les voies motrices : mise en évidence d'un train d'onde, répétition de potentiels d'action ; décrire le potentiel d'action.

Enregistrements sur Hering ou Cyon (chapitres 17, 18 et 19) : quand la pression artérielle varie on observe des trains d'onde différents. Le train d'onde = message codé en fréquence et le potentiel d'action = messager.

2. Le message nerveux est engendré par les neurones, cellules excitables

2.1 La genèse : variations de perméabilité membranaire ; dépolarisation membranaire ; notion de cellule excitable

2.2 Le codage : arrivée sur le corps cellulaire de plusieurs signaux, codés en potentiels éléctrotoniques sommés en un grand PPS qui est une autre expression du message nerveux. L'amplitude de ce dernier fixe la fréquence des trains d'onde.

3. Le message nerveux est conduit à grande vitesse

3.1 La conduction de proche en proche

3.2 La conduction saltatoire

Conduction à vitesse élevée autorisant des réponses rapides. (par comparaison avec les corrélations hormonales)

4. Le message nerveux est transmis au niveau de synapses

4.1 Les synapses chimiques : notion de neurotransmetteur, message chimique codé en concentration, troisième expression du message nerveux.

4.2 Synapses excitatrices et inhibitrices : modulation du message à ce niveau.

Il existe des synapses électriques mais le programme ne permet pas d'envisager leur intervention dans le cadre d'un message nerveux.

Conclusion : message à trois composantes : électrique sous la forme de potentiels d'action (codé en fréquence), électrique sous la forme de potentiels électrotoniques (codé en amplitude) et chimique sous la forme de neurotransmetteur (codé en concentration). Ouvrez en comparant avec le message hormonal.

La perméabilité de la membrane plasmique des neurones

Perméabilité : aptitude à se laisser franchir, à laisser passer, dans ce cas des substances ; membrane plasmique : interface lipidique et protéique limitant une cellule ; neurone : cellule nerveuse.

Comment « s'exprime » cette propriété = Comment se manifeste-t-elle ? Sur quelles bases moléculaires repose-t-elle ? Quelle est son importance à l'échelle de la cellule et de l'organisme ?

1. Des différences de potentiel transmembranaires, manifestations de la perméabilité du plasmalemme neuronal

1.1 Le potentiel de repos

Son enregistrement ; son origine : perméabilité sélective du plasmalemme (perméabilité à K^+, faible perméabilité à Na^+) ; notion de potentiel d'équilibre. Remarquer que cette propriété n'est pas l'apanage des neurones, c'est une propriété observée pour toutes les cellules vivantes.

1.2 Le potentiel d'action

Son enregistrement ; son interprétation : courants ioniques transmembranaires temporaires ; perméabilité variable dans le temps…..

1.3 Autres aspects de la perméabilité membranaire des neurones

Comme l'ensemble des cellules, les neurones sont perméables à diverses substances : eau, glucose (métabolite essentiel pour ces cellules), divers acides aminés…

2. Les bases moléculaires de la perméabilité du plasmalemme neuronal, une perméabilité variable dans le temps

2.1 Les canaux de fuite et la perméabilité associée au potentiel de repos

2.2 Les canaux à porte, voltage dépendants et la perméabilité variable dans le temps associée au potentiel d'action

3. Importance fonctionnelle de la perméabilité du plasmalemme neuronal, une perméabilité variable dans l'espace

3.1 Perméabilité et métabolisme cellulaire

nécessité de glucose …..

3.2 Une perméabilité variable dans l'espace : l'intégration des signaux reçus et la genèse d'un potentiel d'action

– plasmalemme des dendrites et du corps cellulaire : pas ou peu de canaux voltage dépendants, propriétés de cable, potentiels électrotoniques ;

– plasmalemme du segment initial et de l'axone : canaux voltage dépendants genèse et régénération de proche en proche des potentiels d'action.

3.3 Une perméabilité variable dans l'espace : la transmission des messages

À discuter : peut-on considérer que l'exocytose des neurotransmetteurs est une manifestation de la perméabilité ? : ce processus permet au neurotransmetteur de sortir de la cellule, de franchir ses limites ! On peut dans ce cas aborder cet aspect. De plus il existe au niveau de la synapse des processus de recapture de substances (neurotransmetteurs, choline…) et des canaux à Ca^{2+} voltage dépendants…. Essentiels dans l'initiation du fonctionnement synaptique

3.4 Une perméabilité qui permet des corrélations informatives rapides à longue distance

Exemple de la commande du fonctionnement d'un muscle strié squelettique ; cette corrélation, et d'autres fondamentales dans l'unité de l'organisme animal, fait intervenir un message nerveux dont la genèse, la conduction et la transmission reposent sur la perméabilité du plasmalemme de cette cellule.

Conclusion : propriété essentielle, elle conditionne le fonctionnement cellulaire. Elle est le reflet de la différenciation cellulaire : l'équipement membranaire en protéines gouverne en grande partie cette propriété. Corrélations nerveuses. Ouvrez sur les autres propriétés membranaires : fluidité, réceptivité….

Potentiel d'action et potentiels électrotoniques

Potentiel : entendre différence de potentiel, exprime l'état de répartition des charges électriques de part et d'autre du plasmalemme de cellules excitables.

Potentiel d'action : dépolarisation temporaire suivie d'une repolarisation, messager conduit de façon non décrémentielle. Potentiel électrotonique : phénomène « exclusivement » physique associé aux propriétés de cable d'une membrane.

Comment ces potentiels se manifestent-ils ? Quels sont les processus moléculaires qui les engendrent ? Quelle est leur importance fonctionnelle ? Le « et » invite à les comparer et les associer.

1. Potentiel d'action et potentiels électrotoniques, des ddp enregistrées au niveau du plasmalemme de diverses cellules

1.1 Le potentiel d'action, une ddp enregistrée dans des conditions strictes

– Conditions strictes de protocole : stimulation dépolarisante et au moins liminaire.

– Conditions strictes de cellule : uniquement sur le plasmalemme de cellules excitables

– Une amplitude constante dans un même type cellulaire

1.2 Les potentiels électrotoniques, une ddp constamment enregistrée

Expression des propriétés de cable d'une mem-brane : stimulation quelconque, membrane quelconque ; amplitude variable propagation décrémentielle. PPSE, PPSI et aussi potentiels minia-tures et prépotentiel des cellules nodales (voir chapitre 17). Grande variété des ces potentiels.

2. La genèse du potentiel d'action et des potentiels électrotoniques

2.1 Genèse d'un potentiel d'action :

Perméabilité variable du plasmalemme de cellules excitables ; canaux voltage dépendants

2.2 Genèse des potentiels électrotoniques

Charges conduites par « le piètre conducteur » que représente la membrane… phénomène purement électrique dont le sens et l'amplitude sont liés à la stimulation

2.3 Les potentiels électrotoniques à l'origine des potentiels d'action

– Sommation spatiale et temporelle au niveau du corps cellulaire, grand PPS : message codé en fréquence

– Prépotentiel et potentiel pace-maker des cellules nodales

– PPSE et potentiel d'action musculaire

Les potentiels électrotoniques représentent une ddp transmembranaire qui dans certain cas (dépolarisation suffisante, membrane excitable) peut engendrer un potentiel d'action

3. Potentiel d'action et potentiels électrotoniques sont conduits de manière différente

3.1 Propagation décrémentielle des potentiels électrotoniques

3.2 Régénération des potentiels d'action

Cette régénération fait aussi intervenir des potentiels électrotoniques

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Conclusion : présentez sous la forme d'un tableau une comparaison des deux types de potentiel. Des ddp associées à la communication. Une ddp où la membrane se comporte de manière passive, à la manière d'un cable et une ddp associée à des variations de perméabilité de la membrane des cellules excitables. Des phénomènes électriques qui sont associés dans la genèse d'un message, qui sont rigoureusement localisés au sein des cellules.
Ouvrez sur les autres différences de potentiel : cf. différence de potentiel électrochimique et synthèse d'ATP ou transports actifs.

L'axone

Un prolongement cytoplasmique, une fibre d'un neurone. Quelles sont les propriétés particulières de cette fibre unique dans un neurone ? Quelles fonctions assure l'axone ?

1. Une fibre régionalisée d'un neurone
1.1 Schéma d'un neurone multipolaire ; montrer les diverses fibres, dendrites et axone
1.2 Axone = un prolongement cytoplasmique comportant un segment initial, un tronçon de longueur variable (parfois très long) terminé par une arborisation terminale portant des boutons synaptiques
Pourquoi distinguer cette fibre des autres ? Quelle est la signification de cette régionalisation ?

2. Segment initial de l'axone et genèse d'un message
2.1 Présentez rapidement la sommation réalisée par le corps cellulaire ; élaboration d'un grand PPS.
2.2 Genèse d'un potentiel d'action en relation avec l'équipement membranaire : canaux voltage dépendants à seuil très bas ; codage du message en fréquence.

3. Axone et conduction d'un message
3.1 Régénération de proche en proche, axone non myélinisé
3.2 Régénération de nœud de Ranvier en nœud de Ranvier, conduction saltatoire
3.3 Axone = fibre cellulifuge, conduisant un influx qui fuit le corps cellulaire.
Partie comportant un cytosquelette important permettant de conduire les vésicules élaborées dans le corps cellulaire. Soulignez la morphologie particulière de ces cellules qui par leur prolongement, dont l'axone, atteignent des cibles éloignées.

4. Arborisation terminale et transmission d'un message
Présentez le côté présynaptique, ses aspects structuraux et fonctionnels ; polarisation de cette structure, sens de l'influx à l'échelle d'une chaîne de neurones.

Conclusion : une partie essentielle de la cellule nerveuse, dans la genèse la propagation et la transmission de l'influx. Partie intégrée à la cellule, associée au reste, corps cellulaire et dendrites. Expression de la haute différenciation de ces cellules.

Analyse de documents

Exercice 12.1

1. La membrane n'est perméable qu'aux ions K^+: canal à potassium à ouverture commandée par des ions Ca^{2+} qui sont présents. Les ions K^+ diffusent au travers du canal ouvert selon leur ddp chimique de B vers A. Le compartiment B va devenir négatif si l'on envisage une sélectivité absolue du canal. De part et d'autre de la membrane s'établit une ddp due à un excès de charges positives du côté A et un déficit de ces charges du côté B. Le champ électrique ainsi créé est à l'origine d'une force électrostatique. Une ddp électrochimique est établie. La force électrostatique s'oppose au transfert engendré par la force due à la différence de concentration. La 1ère croît et la seconde décroît. Il arrive un moment où elles s'équilibrent (elles deviennent égales en valeur absolue et sont opposées). Le flux net de K^+ est nul. Une ddp non nulle est établie entre les deux côtés de la membrane ; elle est égale au potentiel d'équilibre des ions K^+, soit : $E_K = 58 \log 5/140 = -84$ mV.

2. $Q = 84.10^{-11}$ C. Nombre d'ions $= Q/1{,}6.10^{-19} = 52.10^8$ ions transférés de B vers A.

3. Le nombre total d'ions est $145.10^{-3} \times 10^{-2} \times 6.10^{23} = 8{,}4.10^{20}$ ions K^+ dans l'ensemble des deux compartiments, soit une quantité infime impliquée dans le transfert.
L'ensemble de cet exercice constitue une application numérique des transferts ioniques engagés dans le potentiel de repos.

Exercice 12.2

1. et **2.** Courbe de type hyperbole avec asymptote horizontale suggérant la liaison de TTX sur les cellules. Cette liaison est spécifique. Elle admet un palier dû au nombre fini de sites de liaisons. On peut déterminer la concentration maximale de TTX liée (1,6 fmol.mg^{-1}) , on peut aussi déterminer le K_D, à savoir la concentration de TTX pour laquelle la moitié des sites est occupée. Utilisez les données d'enzymologie bien qu'il ne s'agisse pas d'enzymes.

$K_D = 0{,}8$ nmol.L^{-1} (déterminé à partir du graphe).

3. La formule donnée est inutile. Nombre de sites occupés $= 2 \times 0{,}8.10^{-13} \times 6{,}02.10^{23} = 10^{11}$ sites.

4. 200 sites par µm^2.

Exercice à associer à la genèse du potentiel d'action.

Chapitre 13

VRAI/FAUX

1. Vrai ; **2. Faux**, la titine et les myofilaments fins sont fixés aux stries Z ; **3. Vrai** ; **4. Faux**, le calcium permet

de démasquer les sites de fixation de la myosine sur les filaments d'actine ; **5. Vrai**.

Questions de synthèse

La relation structure/fonction à partir de l'exemple du myocyte

Ce sujet doit envisager le lien entre les structures et leurs fonctions. Evitez le triste plan simpliste « 1. les structures, 2. leurs fonctions » qui vous conduit à traiter le sujet « en passant » (ayant parlé de tout, vous croyez avoir traité le sujet) et qui laisse le soin à l'examinateur de trouver ça et là ce qu'il attendait.

Introduction : indiquez qu'il existe plusieurs types de fibres musculaires (muscle strié squelettique, muscle strié myocardique, muscle lisse) et, dans un premier temps, restreindre l'exposé au muscle strié squelettique.

1. Un ensemble de structures linéaires aptes au raccourcissement à toutes les échelles

Ceci doit être envisagé de l'échelle la plus grande (myocyte) à la plus petite (myofibrille, sarcomère, molécules de myosine). Développer le raccourcissement du sarcomère par glissement des myofilaments, le cycle mécano-chimique des têtes de myosine aboutissant (en présence de calcium et d'ATP) au raccourcissement élémentaire. Les rôles de la troponine et du calcium peuvent être développés ici ou au 3). Montrer la sommation des raccourcissements à toutes les échelles, de la molécule de myosine au sarcomère puis à la myofibrille.

2. La répartition et le nombre des mitochondries

Les mitochondries (particulièrement nombreuses dans le cas des fibres rouges) permettent de former l'ATP nécessaire à la contraction. La localisation des mitochondries au voisinage des myofibrilles et des membranes (plasmalemme, membrane du réticulum sarcoplasmique) permet de fournir l'ATP aux têtes de myosine et aux différentes ATPases membranaires

3. La présence de membranes développées

Le plasmalemme et son système T sont propices à la propagation très rapide du PAM dans toute la cellule (de sa surface jusqu'à ses niveaux les plus profonds), autour des myofibrilles et à proximité immédiate des citernes du réticulum (triades). Le réticulum sarcoplasmique est capable de séquestration du calcium (ATPase à calcium) et de déséques-tration du calcium (couplage PAM – contraction). Ceci permet d'une part une contraction presque synchrone de tous les sarcomères de toutes les myofibrilles du myocyte dès l'arrivée du PAM et la fin de la contraction dès la fin de la stimulation nerveuse.

Conclusion : on peut encore mentionner la présence de molécules hyaloplasmiques (myoglobine, phophocréatine) mais aussi dresser une rapide comparaison avec les autres types de fibres musculaires.

La contraction du myocyte aux différentes échelles

Ce sujet doit envisager la contraction depuis l'échelle la plus grande (myocyte) jusqu'aux plus petites (myofibrille, sarcomère, molécules de myosine).

Introduction : indiquez qu'il existe plusieurs types de fibres musculaires (muscle strié squelettique, muscle strié myocardique, muscle lisse) et dans un premier temps, restreindre l'exposé au muscle strié squelettique.

1. Le raccourcissement du sarcomère

Il s'agit ici de l'unité structurale et fonctionnelle des myofibrilles. Développer l'organisation et le raccourcissement du sarcomère par glissement des myofilaments.

2. Le cycle mécano-chimique des têtes de myosine

Ici est développée l'échelle moléculaire : structure moléculaire des myofilaments fins et des myofilaments épais.

À l'échelle moléculaire, le raccourcissement élémentaire est réalisé en présence de calcium et d'ATP, par pivotement (cycle attachement-pivotement-détachement) des têtes de myosine. Les rôles de la troponine et du calcium doivent être développés.

3. La sommation des raccourcissements à toutes les échelles

Peuvent être envisagés ici les raccourcissements cumulés à l'échelle moléculaire par répétition du cycle mécanochimique des têtes de myosine, les raccourcissements à l'échelle d'une myofibrille par addition des raccourcissements des sarcomères, donc des faisceaux de myofibrilles et du myocyte, la sommation par mise en activité d'un nombre croissant d'unités motrices donc de myocytes au sein du muscle aboutissant au tétanos.

Conclusion : revenir à l'échelle de l'organisme, indiquez (si cela n'a pas été fait dès l'introduction) que le raccourcissement musculaire permet les mouvements et que le cardiomyocyte est intétanisable.

Les myofilaments

Le sujet peut être traité à partir de l'exemple du muscle strié squelettique. Plusieurs plans sont envisageables mais il faut garder à l'esprit que celui-ci doit être organisé selon une progression : chaque rubrique, partie ou sous-partie doit s'appuyer sur les données apportées par la ou les précédentes. Dans ce type de sujet, on peut bâtir un plan en répondant mentalement à une série de questions relatives aux myofilaments : quelles sont les méthodes d'observation ou d'études et leurs apports ? quelle est leur localisation, leur nature, leur structure ? Quels sont les rôles, le fonctionnement et les conditions

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

de leur fonctionnement ? Il reste alors à construire un plan aux titres clairs annonçant les contenus et à limiter le nombre de parties et sous-parties (éviter le plan de type « catalogue »). On peut proposer le plan suivant :

1. Les myofilaments du sarcomère

1.1 Apports essentiels de la microscopie électronique

1.2 Myofilaments fins et myofilaments épais

1.3 Disposition en parallèle mais répartition selon un réseau hexagonal

1.4 Coulissement des myofilaments et raccourcissement du sarcomère

2. Nature des myofilaments : des édifices protéiques

2.1 Myofilaments fins : actine G, double hélice d'actine F et protéines associées (tropomyosine et troponine)

2.2 Myofilaments épais : la molécule de myosine et son agencement au sein des myofilaments épais (faisceaux de molécules parallèles disposées tête-bêche, zone dénudée centrale)

2.3 Propriété ATPasique des têtes de myosine

3. Les mécanismes moléculaires du coulissement des myofilaments

3.1 Les conditions du coulissement : nécessité de calcium et d'ATP

3.2 Etablissement des ponts de liaison actine myosine : fixation des têtes de myosine sur la tropomyosine, rôle du calcium et de la troponine

3.3 Cycle mécano-chimique des têtes de myosine

Conclusion : ouvrir vers le couplage excitation-contraction et la déséquestration du calcium ainsi que vers le renouvellement de l'ATP dans le myocyte.

Analyse de documents

Exercice 13.1 : La tension développée par le sarcomère

Il s'agit d'une contraction isométrique donc le muscle garde une longueur constante au cours de sa contraction.

La courbe montre que :

- la tension développée augmente avec le raccourcissement du sarcomère entre 2,20 et 3,65 µm ;
- la tension est maximale pour 2,20 µm ;
- enfin la tension développée diminue très rapidement pour des longueurs inférieures à 2 µm.

Ces données reçoivent leurs explications dans les interactions entre actine et myosine.

En A, le sarcomère est totalement relâché et le nombre de ponts d'union entre myofilaments fins et myofilaments épais est très faible. Dès le début de la contraction, l'augmentation du nombre de ponts d'union est la cause de l'augmentation de la tension développée, tension qui atteint son maximum quand le nombre des ponts d'unions est maximum, c'est-à-dire pour une longueur du sarcomère de 2,20 µm. A ce stade, les myofilaments fins et les myofilaments épais sont dans une position telle que toutes les têtes de myosine peuvent réaliser le cycle mécanochimique.

Pour des raccourcissements supérieurs du sarcomère, les myofilaments fins coulissent jusqu'à la zone dénudée centrale des filaments de myosine et ils peuvent même se chevaucher de sorte qu'une partie des têtes de myosine ne peut plus réaliser son cycle mécanochimique. La tension ne fait que diminuer ; elle est minimale en E pour une longueur du sarcomère de 1,65 µm.

Exercice 13.2 : Etude d'un muscle ordinaire

1. Soit E l'énergie par cm^2 de section

$E = 35\,000 \times 2800 \times 400 \times [(100 \times 6)/3] \times 100 \times 30{,}5/6{,}02.10^{23} = 3{,}97.10^{-8}$ kJ/cm^2

soit $3{,}97.10^{-5}$ J/cm^2.

En effet, il y a 35 000 myocytes par cm^2 de section, 2 800 myofibrilles par myocyte et 400 myofilaments épais avec seulement un tiers des 600 têtes de myosine actives. Chacune d'elles hydrolyse 100 molécules d'ATP par seconde et $\Delta G'_0$ (ATP → ADP + Pi) est de –30,5 kJ par mole et pas par molécule or une mole correspond à $6{,}02.10^{23}$ molécules.

La figure 13.14 (position B) permet d'estimer le raccourcissement R correspondant à la tension maximale développée par le sarcomère :

(3,65 – 2,20) µm soit 1,45 µm = $1{,}45.10^{-6}$m.

On peut alors estimer Fmax = E/R = $3{,}97.10^{-5}/1{,}45.10^{-6}$ = 27,3 J/cm^2 par mètre soit 27,3 N/cm^2.

2. Des sarcomères de 25 µm de long sont beaucoup plus longs que ceux du modèle utilisé (3,65 µm). Le modèle utilisé ne peut pas être appliqué car pour un sarcomère aussi long, on peut imaginer que les myofilaments épais sont eux aussi très longs et constitués d'un très grand nombre de molécules de myosine et comportent donc plus de têtes de myosine donc de têtes de myosine actives. L'énergie chimique libérée convertible en énergie mécanique doit être plus importante et le raccourcissement plus marqué. Pour ce type de sarcomère, il faudrait connaître les valeurs qui s'y appliquent (leur longueur mais aussi leur racourcissement). En particulier, connaître la longueur et le diamètre des myofilaments épais, l'extension de la zone dénudée centrale (i.e. dépourvue de

têtes de myosine) et donc le nombre des molécules de myosine de ces myofilaments épais.

3. Le raccourcissement est assuré par sommation de raccourcissements aux différentes échelles : pivotement des têtes de myosine (environ 10 nm), coulissement des myofilaments et raccourcissement du sarcomère (de l'ordre du µm), raccourcissement des myofibrilles et donc du myocyte et finalement du muscle (de l'ordre du mm au cm). Le raccourcissement total dépend de la disposition des myocytes au sein du muscle, du nombre d'unités motrices mise en jeu et de l'intensite de leur stimulation nerveuse (chapitre 14).

Chapitre 14

VRAI/FAUX

1. Faux, il n'y a pas de communication directe entre eux ; **2. Faux**, ce sont les citernes du réticulum sarcoplasmique, plus exactement leur membrane, qui libèrent les ions calcium ; **3. Vrai** ; **4. Vrai** ; **5. Faux**, c'est la fixation des ions calcium sur la troponine qui est indispensable à la contraction.

Questions de synthèse

Les membranes du myocyte

Il ne s'agit pas de traiter les membranes mais bien celles du myocyte ; il faut donc considérer connues leurs caractéristiques générales (bicouche phospholipidique, présence de protéines, mosaïque fluide) que l'on rappelle dès l'introduction.

1. Le sarcolemme et le maintien de la polarisation membranaire

2. Le sarcolemme et le potentiel d'action musculaire

2.1 Potentiel de plaque motrice au niveau de la membrane post-synaptique

2.2 Aspect et propagation du potentiel d'action musculaire jusqu'au niveau des tubules transverses)

3. La membrane du réticulum sarcoplasmique : séquestration et déséquestration du calcium (couplage excitation-contraction)

4. Sarcolemme et cohésion mécanique (ancrage du cytosquelette, cohésion mécanique du muscle)

À tous les niveaux doivent être précisés la localisation de ces membranes, les mécanismes et les acteurs moléculaires impliqués (Ach et son récepteur nicotinique, canaux ioniques voltages-dépendants, Ca^{2+}-ATPase, Na^{+}/K^{+} -ATPase)

Conclusion : signalez l'existence d'autres membranes non spécifiques, elles, du myocyte :

– membranes mitochondriales impliquées dans la formation de l'ATP et donc indispensables à la réalisation de tous les processus endergoniques envisagés plus haut,

– membranes de l'enveloppe nucléaire.

Importance de l'ion calcium dans les cellules musculaires striées

Ce sujet englobe toutes les cellules musculaires striées : myocyte et cardiomyocyte. Leur existence et leurs caractéristiques histologiques principales sont rappelées en introduction et il faut penser à dégager les spécificités du cardiomyocyte.

1. Le calcium dans les cellules musculaires striées

Séquestration dans les citernes du réticulum : Ca^{2+}-ATPase, calséquestrine, faible concentration calcique du cytosol

2. Le calcium et le déclenchement de la contraction

Calcium et troponine, établissement des ponts d'union actine-myosine

3. Calcium et potentiel d'action myocardique

Plateau calcique et influx de calcium

4. La libération du calcium et le couplage excitation-contraction

Bien distinguer les cas du myocyte et du cardiomyocyte. Chez ce dernier, l'influx calcique lors du plateau calcique est indispensable à la libération du calcium.

Les acteurs moléculaires impliqués dans ces différentes parties (troponine, canaux calciques lents voltage-dépendants, Ca^{2+}-ATPase, DHPR et RyR) doivent être abordés avec précision : localisation, structure, fonctionnement.

Conclusion : signalez l'importance du calcium pour la contraction des fibres musculaires lisses et l'importance des apports calciques alimentaires.

Naissance et propagation du potentiel d'action musculaire

Ce sujet englobe toutes les cellules musculaires striées (myocyte et cardiomyocyte) et reprend une partie des données traitées plus haut (voir « Les membranes du myocyte »). Compte tenu des spécificités du cardiomyocyte, vous pouvez envisager, dans chaque partie du plan, de distinguer myocyte et cardiomyocyte.

Introduction : indiquez que le potentiel d'action est un phénomène membranaire (rappeler les caractéristiques

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

générales des membranes) et qu'il sera traité au niveau des myocyte et cardiomyocyte.

1. Les différents potentiels d'action musculaires

Bien distinguer le potentiel d'action du myocyte (comparable au potentiel d'action nerveux) et celui du cardiomyocyte ventriculaire (long plateau calcique)

2. La naissance des potentiels d'action musculaires

2.1 Cas du myocyte : l'Ach et son récepteur nicotinique, naissance potentiel de plaque motrice non propagé au niveau de la membrane post-synaptique, seuil de dépolarisation et production du potentiel d'action propagé.

2.2 Cas du cardiomyocyte : rôle déclencheur des impulsions du tissus nodal ou du potentiel d'action d'un cardiomyocyte adjacent (importance des jonctions gap)

3. Propagation des potentiels d'action musculaires

Propagation le long du sarcolemme jusqu'au niveau des tubules transverses (sens et vitesse de propagation, auto-entretien du potentiel d'action, importance des canaux ioniques voltage-dépendants). A ce niveau, le potentiel d'action intervient dans le couplage excitation-contraction.

Conclusion : vous pouvez insister sur le fait que le muscle strié squelettique est incapable de se contracter sans stimulation nerveuse alors que le cœur porte en lui même l'origine de ses contractions (impulsions rythmiques du tissu nodal, centre rythmogène ou pacemaker). Enfin, vous pouvez indiquer que le potentiel d'action myocardique est modulé sous l'effet de la noradrénaline.

Analyse de documents

Exercice 14.1

1. On peut citer les anions phosphates, les protéinates et les anions issus des acides métaboliques mais, parmi ces anions, les ions phosphates sont les plus capables de former des précipités avec le calcium.

La faible concentration en calcium cytosolique peut être attribuée à 3 types de mécanismes :

– stockage dans des compartiments intracellulaires (REL principalement, mitochondries),
– expulsion hors de la cellule dans le milieu extracellulaire (liquide interstitiel),
– fixation sur des calciprotéines cytoplasmiques.

2. On rappelle que le volume d'une sphère est $V = 4/3\ \pi R^3$ avec R = rayon de la sphère et que $1L = 1\ dm^3$

Q $Ca_{additionnel} = ([Ca_{final}] - [Ca_{initial}]) \times V = ([Ca_{final}] - [Ca_{initial}]) \times 4/3\ \pi R^3$

soit avec $R = 10\ \mu m = 10.10^{-5}\ dm = 10^{-4}\ dm$

Q $Ca_{additionnel} = (20.10^{-7} - 10^{-7}) \times 6{,}02.10^{23} \times 4/3 \times 3{,}14 \times 10^{-12} = 4{,}79.10^{6}$ ions calcium arrivant dans le cyosol.

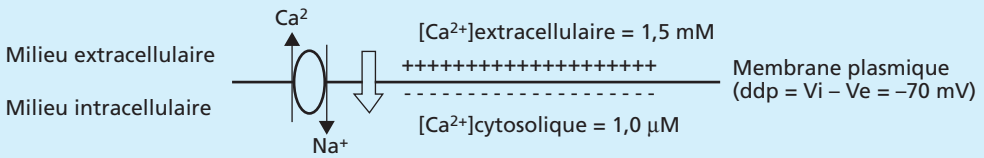
La valeur obtenue est inférieure à la valeur réelle (sous-estimation) car une partie des ions, piégée par les anions cités plus haut, ne participe pas à l'augmentation de la concentration en calcium cytosolique.

NB : ces flux d'ions (entrant ou sortant) sont amples et brefs : flashs calciques.

3. Le calcium est abondant, diffusible, stockable et déstockable ; des protéines intracellulaires le fixent et y sont sensibles.

Exercice 14.2

1. et **2.**



Les ions Ca^{2+} tendent à diffuser de l'extérieur vers l'intérieur de la cellule conformément au gradient de concentration et au gradient gradient électrique.

L'absence d'efflux de Ca^{2+} en absence d'ATP et en absence de Na^+ extracellulaire (non représenté sur la figure 14.12 mais précisé en remarque) indique que l'un au moins est indispensable à l'efflux de Ca^{2+}. Les deux tracés de la figure 14.12 permettent de préciser que l'ATP et l'ion Na^+ sont indispensables à l'efflux de Ca^{2+} puisqu' il y a efflux de Ca^{2+} **soit** en absence d'ATP et présence de Na^+ **soit** en présence d'ATP et absence de Na^+. Les 2 tracés sont différents donc les cinétiques sont différentes et les deux mécanismes peuvent être envisagés :

– un échangeur membranaire **passif** Na^+/Ca^{2+} fonctionnant en mode antiport (Na^+ entrant/Ca^{2+} sortant – en tiretés),
– une pompe ionique membranaire (Ca^{2+} -ATPase) responsable d'un efflux **actif** de Ca^{2+} (trait plein).

La position relative des 2 tracés indique que **l'efflux actif est le plus efficace** (tracé plein au dessus du tracé en tiretés).

3. La digitaline inhibe la Na^+/K^+ -ATPase de la membrane plasmique, donc la sortie active de Na^+ est moins efficace ce qui tend à limiter l'entrée passive de Na^+ et à limiter la sortie de Ca^{2+} par l'antiport Na^+/Ca^{2+} ; Ca^{2+} tend à rester dans le cytosol.

Chapitre 15

VRAI/FAUX

1. Faux, voir § 15.2.1 ; **2. Faux**, voir § 15.2.1 ; **3. Vrai** ; **4. Faux**, voir § 15.2.1 ; **5. Vrai**.

Questions de synthèse

Le glucose dans le muscle strié squelettique

Introduction : rappelez les caractéristiques du glucose (hexose, formule chimique, masse molaire, polyalcool hydrosoluble apte à former des liaisons osidiques et des liaisons ester). Compte tenu de la fonction du muscle (conversion d'une énergie chimique en énergie mécanique.. et thermique), c'est l'aspect énergétique qui guidera le plan.

1. Les formes du glucose dans le myocyte

1.1 Glucose sous forme d'esters phosphoriques (Glucose-1-phosphate et Glucose-6-phosphate) dissous dans les liquides cellulaires (cytosol principalement).

1.2 Glucosane : glycogène (haut polymère fortement ramifié, liaisons osidiques α 1-4 et α 1-6) présent dans le hyaloplasme sous forme de granulations. Des enzymes permettent son élongation et son hydrolyse (cf. Le point 3 ci-dessous).

2. Le rôle énergétique du glucose

La glycolyse alimente la fermentation lactique (en anaérobiose) ou la respiration mitochondriale (en présence d'oxygène). Elle est donc impliquée dans la phosphorylation de l'ADP en ATP soit directement (phosphorylations liées au substrat), soit indirectement (oxydations phosphorylantes mitochondriales). Donnez les bilans (en nombre de molécules d'ATP formées) de l'oxydation du glucose par la voie anaérobie (oxydation incomplète) et par la voie aérobie (oxydation complète). D'autre part, l'intensité de la glycolyse est étroitement dépendante de la présence d'oxygène ; en présence d'oxygène, la production mitochondriale d'ATP est forte or l'ATP est un inhibiteur de quelques enzymes clefs de la glycolyse (ex. : PFK).

3. Les sources de glucose

On peut envisager les apports sanguins mais aussi le métabolisme du glycogène.

L'entrée du glucose dans la cellule est réalisée par diffusion facilitée grâce à des transporteurs GLUT : GLUT 1 et GLUT 3 mais aussi GLUT 4 qui est spécifique du myocyte. Ces apports sont notablement accrus au cours de l'exercice musculaire grâce à l'augmentation du débit sanguin consécutive à la vasodilatation des vaisseaux (artères musculaires, artérioles, autorégulation métabolique locale).

Dans le myocyte, le glucose peut être stocké sous forme de glycogène (glycogénogenèse) ou libéré par hydrolyse (glycogénolyse). Ces réactions sont catalysées par des enzymes (glycogène synthétase, glycogène phosphorylase) sous la dépendance d'hormones (adrénaline, glucagon) sécrétées au cours de l'exercice musculaire.

Conclusion : vous pouvez mentionner les autres sources énergétiques du muscle (ex. : acides gras des triglycérides) et indiquer qu'une part du glucose peut provenir du recyclage de l'acide lactique au niveau du foie (néoglucogenèse). Signalez que le glucose est également présent chez de nombreuses molécules (ex. : glycoprotéines).

L'utilisation de l'ATP dans le muscle strié squelettique

Le plan doit bien sûr prendre en compte l'aspect énergétique de la contraction mais il ne doit pas s'y limiter ; d'autres aspects tels que les transports actifs d'ions et les activations-inhibitions enzymatiques par phosphorylation doivent être abordés.

Introduction : indiquez que l'ATP est un nucléotide triphosphate, donner sa formule chimique et ses propriétés essentielles (anion hydrosoluble, diffusible associé à l'ion Mg^{2+}, fort potentiel d'hydrolyse). Indiquer qu'il est formé par phosphorylation de l'ADP selon différentes voies (voies anaérobies alactique et lactique, voie aérobie) ; signaler qu'il n'y a pas de réserves d'ATP, que sa concentration intracellulaire est faible et qu'il doit être formé en permanence au fur et à mesure de son utilisation.

1. L'ATP et les transports actifs d'ions

Ici doivent être abordés les transports actifs impliqués dans la polarisation électrique du sarcolemme (Na^+/K^+-ATPase) et dans la séquestration du calcium par les citernes du réticulum sarcoplasmique (Ca^{2+}-ATPase).

2. L'ATP et la contraction musculaire

Développez ici le cycle mécano-chimique des têtes de myosine (rôle de l'ATP dans la rupture et l'établissement des ponts actine-myosine) et sa conséquence : le raccourcissement des sarcomères (contraction isotonique).

3. L'ATP et le métabolisme énergétique

L'ATP est indispensable à la phosphorylation du glucose lors des premières étapes de la glycolyse. Il

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

est également impliqué dans le métabolisme du glycogène : glycogène phosphorylase activée par phosphorylation, glycogène synthétase inactivée par phosphorylation.

Conclusion : indiquez que l'ATP intervient aussi dans le cardiomyocyte (Ca^{2+}-ATPase de la membrane plasmique) et dans la fibre musculaire lisse et plus généralement dans les réactions anaboliques de toutes les cellules (couplages énergétiques, synthèses diverses dont celles des acides nucléiques).

Fourniture et destinée du dioxygène dans le muscle strié squelettique en activité

Le sujet comporte une dimension circulatoire et une dimension cellulaire. L'introduction peut s'appuyer sur un schéma de l'appareil circulatoire présentant dans la circulation générale le trajet du sang hématosé, citer hématies, hémoglobine et pouvoir oxyphorique du sang. Des schémas (portion de myocyte avec mitochondrie, microcirculation avec artériole, capillaires, veinule) pourront être donnés pour situer les phénomènes étudiés.

1. La fourniture du dioxygène au muscle en activité
Deux aspects doivent être abordés :

1.1 Les mécanismes des échanges gazeux respiratoires entre le sang hématosé et le muscle : charge en dioxygène du sang hématosé, diffusion du dioxygène selon le gradient décroissant de pression partielle, rôle positif des protons, du 2-3 BPG et du CO_2 dans la libération du dioxygène (effet Bohr) ; penser à tracer et utiliser les courbes de saturation de l'hémoglobine ;

1.2 L'augmentation du débit sanguin consécutive à la vasodilatation des vaisseaux (artères musculaires, artérioles) dans le muscle en activité (autorégulation métabolique locale).

2. Le dioxygène dans le myocyte

Le dioxygène est pris en charge dans le cytosol par une protéine diffusible : la myoglobine. Montrer que, pour toute pression partielle, la myoglobine fixe le dioxygène libéré par le sang. Cet oxygène est ensuite libéré au voisinage des mitochondries au fur et à mesure de son utilisation.

3. Le dioxygène : accepteur terminal d'électron

Développez ici la chaîne respiratoire mitochondriale : oxydation des coenzymes réduits ($NADH,H^+$ et $FADH_2$), transfert spontané des électrons par des couples redox selon les potentiels redox croissants jusqu'à l'oxygène, translocation de protons et création d'un gradient protonique (force proton-motrice) activant l'ATP synthase de la membrane mitochondriale interne. Vous pouvez signaler qu'en présence d'oxygène, la glycolyse est ralentie car la production mitochondriale d'ATP est forte or l'ATP est un inhibiteur d'enzymes clefs de la glycolyse comme la phosphofructokinase.

Conclusion : dressez un bilan comparatif (en nombre de molécules d'ATP formées) de l'oxydation du glucose par la voie anaérobie (oxydation incomplète) et par la voie aérobie (oxydation complète) permet de souligner l'importance de l'oxygène pour le muscle en activité prolongée.

Analyse de documents

Exercice 15.1 : Glucose ou acides gras

1. L'équation bilan de l'oxydation complète d'une molécule de glucose s'écrit : $C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O$.

Elle montre que pour une molécule ou une mole de glucose oxydée, une molécule ou une mole de dioxygène est consommée ; la quantité de CO_2 dégagé est de une molécule ou une mole.

La formule chimique simple d'une molécule d'acide gras **saturé** à 18 atomes de carbone est : $CH_3–(CH_2)_{16}–COOH$; il s'agit de l'acide stéarique.

L'équation bilan de l'oxydation complète de cette molécule s'écrit : $CH_3–(CH_2)_{16}–COOH + 26\ O_2 \rightarrow 18\ CO_2 + 18\ H_2O$.

Elle montre que pour une molécule ou une mole de cet acide stéarique oxydé, 26 molécules ou 26 moles de dioxygène sont consommées ; la quantité de CO_2 dégagé est de 18 molécules ou 18 moles.

2. Pour ces 2 réactions, le rapport O_2/CO_2 est significativement différent : $O_2/CO_2 = 1$ pour l'oxydation du glucose et

$O_2/CO_2 = 26/18 > 1$ pour l'acide stéarique.

3. Lors d'un exercice musculaire de longue durée, le muscle utilise les métabolites fournis par le sang mais aussi ses réserves énergétiques (glycogène et acides gras des triglycérides). On peut déterminer le type de métabolite énergétique utilisé en mesurant le quotient respiratoire VCO_2/VO_2 : volume de CO_2 rejeté/volume d'O_2 consommé. Ce rapport est établi en comparant les compositions de l'air inspiré et de l'air expiré pour ces 2 gaz. Le quotient respiratoire QR varie entre O,75 et 1. Il est d'autant plus proche de 1 que ce sont des glucides qui sont utilisés et d'autant plus faible que ce sont des lipides (acides gras). En théorie, un quotient respiratoire de 1 signifierait que l'organisme n'utilise que du glucose et un quotient respiratoire voisin de 0,7 (=18/26) signifierait que l'organisme n'utilise que de l'acide stéarique (cas « peu » probable).

Exercice 15.2 : Utilisation de l'ATP dans le muscle de gèsier de poulet

La phosphorylation de la myosine (sur la sérine 19) est dépendante de la présence de Calmoduline et de la présence de Calcium (figure 15.9) : pas de phosphorylation en présence d'EGTA (donc en absence de Calcium), cinétique de la phosphorylation dépendante de la [calmoduline] avec plateau atteint pour 0,3 µg/mL de calmoduline ; l'activité ATPasique du complexe actine-myosine est alors maximale.

Seule la myosine phosphorylée (tableau 15.2) présente une activité ATPasique (préparations 1, 2, 3) et uniquement en présence de calcium (colonne « avec EGTA »). La myosine peut donc être phosphorylée/déphosphorylée de façon réversible.

Un scénario possible : activée par la fixation de calcium, la calmoduline phosphoryle la myosine (sur la sérine 19 ; il y en a 2 par myosine) ; la myosine phosphorylée (en présence d'actine/complexe actine-myosine) présente une activité ATPasique. La phosphorylation de la myosine est réversible sous l'action d'enzymes antagonistes : calmoduline et kinase à activité phosphorylante, phosphatase à activité déphosphorylante.

Chapitre 16

QCM

1. a, b, e ; 2. c, d ; 3. b, e ; 4. a, c, d ; 5. a, b, c, ; 6. b, c, d, e ; 7. a, c, e ; 8. e ; 9. a, b, d ; 10. a, c, e

Questions de synthèse

Les ligands de l'hémoglobine chez les mammifères

Le sujet ne comprend que l'hémoglobine séquestrée dans des érythrocytes. Il faut d'abord rappeler ce qu'est un ligand (molécule qui se fixe sur un site spécifique d'une protéine ou d'une autre molécule) et quelle est la structure de l'hémoglobine. Chaque ligand sera traité ensuite.

Introduction : définition, rappel de la structure de l'hémoglobine.

1. Le dioxygène

1.1 Mode de fixation et réversibilité

1.2 Courbes d'affinité en fonction de la pO_2, signification de la p50

1.3 Modifications en fonction de la liaison à d'autres ligands

– H^+

– CO_2

2. Le dioxyde de carbone

2.1 Mode de fixation et réversibilité, équilibre avec le plasma

2.2 Courbes d'affinités en fonction de la pCO_2 et de la charge de l'hémoglobine en O_2

3. Les ions H^+

4. Le 2-3-BPG

4.1 Mode de fixation et réversibilité

4.2 Signification physiologique (ajustement de l'affinité de l'hémoglobine aux pO_2 tissulaires)

5. Le monoxyde de carbone

Conclusion : comparez l'hémoglobine à d'autres protéines dont la conformation est modifiée par un ligand. Évoquez d'autres hémoglobines et d'autres ligands comme le soufre chez Riftia.

Dioxyde de carbone et milieu intérieur :

On n'abordera pas le rôle tampon du sang ni les modifications du pH liées au transport du CO_2 qui sont hors programme. Le plan le plus simple consiste à suivre le CO_2 de sa production à son évacuation.

Introduction : replacez brièvement cette production de CO_2 dans le cycle du carbone

1. Origine du CO_2, comment se retrouve-t-il dans le milieu intérieur

2. Le CO_2 ne s'accumule pas dans l'organisme, quelles sont les différentes formes de sa prise en charge ?

3. Le rejet du CO_2 au niveau des surfaces d'échange

3.1 La diffusion simple

3.2 Accélération au niveau des cellules endothéliales vasculaires

Conclusion : le rejet de CO_2 n'est pas total et il peut-être différé (exemple des mammifères plongeurs), la prise en charge ou la décharge du CO_2 influencent celle de l'O_2 par l'hémoglobine (effet Bohr).

L'approvisionnement en dioxygène des cellules à partir de l'atmosphère

On se limitera au cas des mammifères : banque Agro-Véto, sujet de Biologie A, session 2006, téléchargeable sur www.concours-agro-veto.net

Ce sujet fait appel à des connaissances de première et de seconde année (voir chapitres 2, 15, 16, 17, 18 de cet ouvrage et chapitres 2 et 3 de l'ouvrage de 1re année). Un plan possible consiste à suivre le parcours du dioxygène de l'air atmosphérique jusqu'aux cellules, la loi de Fick sera rappelée et, à chaque étape, les paramètres optimisés seront soulignés.

Introduction : par un schéma ou un croquis, présentez le parcours de l'O_2 et dégagez les flux aux différents

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

niveaux. Rappelez les paramètres de la loi de Fick impliqués ici.

1. Le flux convectif externe
1.1 La ventilation pulmonaire : optimisation de ΔP
1.2 L'arbre respiratoire : augmentation de la surface d'échange
1.3 Les gaz respiratoires au niveau alvéolaire

2. Le flux diffusif à travers l'épithélium pulmonaire
2.1 Le gradient de O_2 entre l'air alvéolaire et le sang : ΔP
2.2 Les structures anatomiques et leur finesse : 1/e
2.3 La prise en charge de l'O_2 par l'hémoglobine : ΔP et ΔS au niveau de hématies

3. Le flux convectif interne
3.1 L'arbre vasculaire pulmonaire (haut débit, basse pression)
3.2 Le retour cardiaque (insister sur le partage des sangs) et la pompe cardiaque
3.3 La distribution artérielle (augmentation du nombre de vaisseaux, diminution de leur diamètre, augmentation totale de la surface d'échange au niveau des capillaires)

4. Le flux diffusif tissulaire
4.1 Le gradient au niveau tissulaire et lymphatique
4.2 Les paramètres chimiques : pH, CO_2 sous diverses formes
4.3 La libération d'O_2 : ΔP et augmentation de S

5. Adéquation entre l'approvisionnement en dioxygène et les besoins de l'organisme : exemple du muscle squelettique lors de l'exercice (voir question de synthèse n° 3 du chapitre 15)
5.1 Augmentation du débit circulatoire
5.2 Couplage entre le flux circulatoire et le flux ventilatoire pour faciliter la prise en charge de l'O_2
5.3 Modification du pH et du gradient de O_2 pour faciliter la libération de l'O_2 au niveau tissulaire
5.4 Stockage de l'O_2 par la myoglobine
5.5 Contrôles de l'approvisionnement
– Contrôles locaux
– Contrôles centraux

Conclusion : reprenez les conclusions essentielles de chacune des parties, insistez sur l'intégration des fonctions (alimentation, excrétion), évoquez les pathologies possibles et en particulier celles qui sont volontaires (tabagisme).

Analyse de documents

Les dérèglements métaboliques peuvent être partiellement ou complètement compensés par des réactions respiratoires (tout dépend de l'ampleur du dérèglement et par ailleurs, il existe d'autres systèmes tampons qui peuvent entrer en jeu). Rappelons l'équilibre :

$$CO_2 + H_2O \leftrightarrow H_2CO_3 \leftrightarrow HCO_3^- + H^+$$

L'excès d'ions H^+ lié à l'acidose métabolique déplace l'équilibre vers la gauche et provoque donc une diminution de la concentration de HCO_3^- et une augmentation de la pCO_2 sanguine et une augmentation du rejet de CO_2.
Inversement, une alcalose métabolique correspond à une diminution de la concentration d'ions H^+ qui est compensée par un déplacement de l'équilibre vers la droite, d'où une augmentation de la concentration de HCO_3^- et une diminution de la pCO_2 sanguine et une diminution du rejet de CO_2.
Les compensations respiratoires sont efficaces et rapides en raison de l'activité de l'anhydrase carbonique.

Chapitre 17

QCM

1. e, **g**, **a**, **d**, **h**, **f**, **b**, **c** ; **2. a, c**, **d** ; **3. b** ; **4. a** ; **5. c** ; **6. a**, **c** ; **7. b**, **c, d** ; **8. b**, **d**.

Questions de synthèse

Le cœur : relations structure/fonction aux différentes échelles

Il s'agit non seulement de préciser le rôle des différentes structures du cœur, mais aussi de dégager les particularités qui distinguent un cœur d'un simple vaisseau et le rendent apte à propulser le sang dans un organisme de grande taille.
Les trois aspects qui seront successivement envisagés sont ceux qui caractérisent de prime abord le fonctionnement du cœur : il bat (contraction) ce qui met en mouvement le sang (propulsion), de façon régulière (rythmicité).

1. Structures liées à la fonction de contraction
1.1 Organisation du myocarde et conversion de l'énergie chimique de l'ATP en énergie mécanique
– L'organisation du sarcomère conduit à une amplification mécanique.
– Grâce à la ramification des cellules la contraction entraîne des variations de volume.
– Le renouvellement des stocks d'ATP est permis par le réseau coronarien, à l'échelle de l'organe ; les mitochondries, les réserves de glycogène, à l'échelle cellulaire.

1.2 Spécialisations membranaires et synchronisation de la contraction.

– Des cellules voisines par les desmosomes et les jonctions gap ;

– Des sarcomères d'une même cellule grâce aux tubules transverses.

1.3 Contrôle de la contraction par le calcium

– Au niveau cellulaire, rôle des dyades

– Au niveau moléculaire, propriétés des protéines du cytosquelette

2. Structures liées à la fonction de propulsion unidirectionnelle du sang

2.1 Propulsion liée aux variations de pression dans les cavités cardiaques

– Le cœur, muscle creux, exerce son activité mécanique sur un liquide, incompressible

– Son caractère intétanisable entraîne l'alternance de contractions (surpression) et de relâchements (dépression)

2.2 Propulsion des oreillettes vers les ventricules puis les artères

– Les différences d'épaisseur entre les parois des oreillettes et des ventricules sont liées aux fonctions de réception ou de propulsion du sang

– Les valvules empêchent le retour du sang en arrière

– L'anneau fibreux qui isole électriquement les oreillettes des ventricules introduit un délai entre les systoles auriculaire et ventriculaire

2.3 Propulsion dans 2 systèmes circulatoires en parallèle

– Le cloisonnement du cœur assure la séparation des sangs

– Les différences d'épaisseur entre les parois des 2 ventricules sont liées aux différences de pression entre les 2 circulations.

3. Structures liées à la fonction de contraction rythmique

3.1 Le tissu nodal et l'origine de la rythmicité cardiaque

– Particularités du tissu nodal et formation du potentiel entraîneur

– Disposition du tissu nodal dans le cœur et propagation de l'onde de dépolarisation

3.2 Adaptation du rythme aux besoins de l'organisme

– Double innervation cardiaque : actions cardiomodératrice ou cardioaccélératrice.

– Récepteurs membranaires des messagers intercellulaires et protéines de trans- duction

Conclusion

– Les relations entre structure et fonction se retrouvent bien à tous les niveaux d'organisation du cœur. L'origine de la spécialisation fonctionnelle des cellules cardiaques est à rechercher au niveau moléculaire : synthèse de protéines spécifiques.

– La connaissance des structures impliquées dans le bon fonctionnement cardiaque est à l'origine de nombreuses applications médicales, aux différents niveaux d'organisation : organe (chirurgie des valvules), tissus (implantation de stimulateur externe remplaçant le tissu nodal), molécules (traitement de l'angine de poitrine par des bétabloquants).

Comparez la cellule musculaire striée squelettique et la cellule myocardique.

Présenter brièvement les deux types cellulaires : localisation, fonction, caractères communs (striation) ou distinctifs (disposition des noyaux, taille des cellules). L'étude va s'attacher à comparer le fonctionnement de ces deux types cellulaires. Quels sont les mécanismes de contraction ? Comment la contraction est-elle contrôlée à l'échelle de chaque cellule ? Et par ses relations avec les autres cellules de l'organisme ?

1. Des cellules contractiles

1.1 Mise en évidence de la contraction.

1.2 Mécanismes de contraction identiques

1.3 Catabolismes énergétiques un peu différents

2. Des cellules excitables

2.1 Mise en évidence

– De potentiels d'action de durée différente ;

– D'un mode identique de propagation du potentiel d'action dans une cellule (tubules membranaires) ;

– De deux origines différentes du calcium contrôlant la contraction.

2.2 Origine moléculaire de ces différences.

– Points communs : des canaux ioniques réglés par la tension

– Différence : présence de canaux calciques lents dans la cellule myocardique.

2.3 Conséquence : deux types de contraction à l'échelle de l'organe

Contraction soutenue du muscle squelettique. Alternance contraction/relâchement pour le cœur.

3. Deux cellules différemment reliées aux autres cellules de l'organisme

3.1 Origine des potentiels d'action de la cellule musculaire

– Myocyte squelettique : potentiels d'action d'un motoneurone (synapse chimique).

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

– Myocyte cardiaque : potentiels d'action d'autres cellules cardiaques (synapse électrique) et modulation de la contraction par les messagers intercellulaires.

3.2 Liens mécaniques avec les cellules voisines

– Disposition en faisceaux parallèles pour les cellules squelettiques : variations de longueur à l'échelle de l'organe.

– Disposition en réseau tridimensionnel pour les cardiomyocytes : variations de volume à l'échelle de l'organe.

Conclusion : les deux cellules étudiées sont des cellules différenciées, de fonctionnement assez voisin. Ces myocytes striés peuvent convertir l'énergie métabolique des nutriments en énergie mécanique et en chaleur, grâce à la disposition de leur cytosquelette et à l'abondance de leurs mitochondries. Au sein d'une cellule la contraction est contrôlée par le calcium. Au sein de l'organisme, le contrôle nerveux est moteur pour le myocyte squelettique, modulateur pour le cardiomyocyte. Les différences de fonctionnement sont essentiellement liées à disposition des cellules dans l'espace et à la nature des protéines membranaires. Cette étude illustre aussi différents aspects de la spécificité fonctionnelle des protéines.

Analyse de documents

Exercice 17.1

1. Identification des structures

V1 : paroi du ventricule droit ; V2 : cloison interventriculaire ; V3 : paroi du ventricule gauche.

A1 : paroi du ventricule droit ; A2 : paroi de l'aorte ; A3 : valvules sigmoïdes gauches (= aortiques) ; A4 : paroi de l'aorte ; A5 : paroi de l'oreillette gauche.

2. d1 représente le diamètre du ventricule droit suivant l'incidence V ; d2 et d3 représentent le diamètre du ventricule gauche, suivant l'incidence V, respectivement au début et à la fin de la systole.

Le rapport I est donc lié à la fraction du volume sanguin remplissant le ventricule, éjecté lors de la systole ; il est le reflet du volume d'éjection systolique.

3. Le segment da se situe après la déflexion T de l'électrocardiogramme ; il correspond donc à un événement de la diastole ventriculaire. Or le tracé A3 a été identifié comme l'écho des valvules aortiques. Le segment da correspond donc au moment où ces valvules sont **fermées** ; le tracé unique matérialise leur étanchéité.

Les tracés abcd et ab'c'd présentent l'évolution des valvules aortiques. Ces tracés concernent un événement qui suit les déflexions QRS de l'électrocardiogramme, donc un événement de la systole ventriculaire. Ils représentent donc le moment où les valvules aortiques sont ouvertes et où le ventricule éjecte le sang dans l'aorte (**éjection systolique**).

L'intervalle Ra correspond au début de la systole ventriculaire, pendant laquelle le ventricule se contracte sans éjecter le sang dans l'aorte, puisque les valvules aortiques sont fermées. C'est la **contraction isovolumétrique du ventricule**.

4. L'enregistrement suivant l'incidence V permet de déterminer graphiquement les paramètres suivants :

d2 = 5 cm ; d3 = 3 cm ; FC = 70 battements.min^{-1}

En utilisant la relation L = 3r = 3d/2 le volume V du ventricule gauche s'écrit :

$$V = (2.\pi.L.r^2)/3 = (2.\pi.3.r.r^2)/3 = \pi.d^3/4$$

Volume télédiastolique

$$V_{TD} = \pi.d2^3/4.\ A.N.\ V_{TD} = \mathbf{98\ cm^3}$$

Volume télésystolique $V_{TS} = \pi.d3^3/4$. *A.N.* $V_{TS} = \mathbf{21\ cm^3}$

Le débit cardiaque DC est le produit du volume de l'ondée systolique, soit $V_{TD} - V_{TS}$ par la fréquence cardiaque FC

Application numérique :

$$DC = (98 - 21)\ .\ 70 = \mathbf{5{,}4\ L.min^{-1}}$$

Exercice 17.2

1. Sur un sujet au repos, la concentration du colorant au point de prélèvement augmente entre 0 et 11 secondes, puis diminue entre 11 et 22 secondes, avant de recommencer à augmenter. Les variations cycliques de la concentration du colorant s'expliquent par sa distribution par la circulation sanguine : la quantité injectée au temps 0 arrive progressivement au point de prélèvement entre 0 et 22 secondes. Après 22 secondes, un nouveau cycle de variation semble s'amorcer qui s'explique par un deuxième passage du colorant injecté au point de prélèvement.

2. Chez un sujet au repos, le premier passage du sang dure donc 22 secondes (0,37 min), alors que lors d'une activité musculaire, il dure 8 secondes (0,13 min). Ceci met en évidence une augmentation du débit cardiaque lors d'un exercice.

3. Puisque le colorant ne quitte pas le système circulatoire, la masse injectée au temps 0 correspond à celle qui est distribuée pendant le premier passage ; cette masse s'exprime en fonction de la concentration moyenne au premier passage CM, la durée de ce premier passage T, et le débit cardiaque DC, par la relation :

$$m = CM.T.DC$$

m est connu (5 mg). T est le temps du premier minimum de concentration, marquant la fin du premier passage du colorant au point de prélèvement. La concentration moyenne CM au premier passage est égale au rapport de l'aire comprise entre la courbe, l'axe des abscisses et la droite d'abscisse T. On peut donc ainsi calculer DC par la relation :

$$DC = m/CM.T$$

4. *Applications numériques*

	m (mg)	T (min)	CM (mg.L^{-1})	DC (L.mn^{-1})
Repos	5	0,37	1,60	**8,5**
Activité	5	0,13	1,51	**25,5**

Chapitre 18

QCM

1. c ; **2. b**, **c** ; **3. b**, **d** ; **4. a, c**. La pression artérielle moyenne est PAM = 70 + 60/3 = 90 mmHg ; **5 d** ; **6 c**. Si la compliance du système veineux était égale à celle du système artériel, elle serait plus faible que la normale ; la variation du volume veineux consécutive à une hausse de la pression transmurale lors de la station debout serait donc inférieure à la normale ; **7. e** ; **8 a**, **b** ; **9. c**. La différence de concentration en dioxygène entre le sang artériel et le sang veineux est de 5 % en volume, soit 5 mL de dioxygène livré aux cellules pour 100 mL de sang qui traverse l'organe ; en 1 minute, il traverse 200 mL de sang qui livre ainsi 10 mL de dioxygène.

Questions de synthèse

Les différents segments vasculaires : relations structure/fonction

La problématique du sujet est assez proche de celle du chapitre 18. Comme dans le sujet sur le cœur, il s'agit de dégager l'adaptation des structures à leurs fonctions, à différents niveaux d'organisation. Pour les différents segments vasculaires, on s'attachera notamment à dégager les points suivants.

1. Grosses artères et conduction rapide du sang
   1.1 Grand diamètre et faible résistance à l'écoulement du sang.
   1.2 Richesse de la média en fibres élastiques et contribution à la pression diastolique.
   1.3 Compliance artérielle et régularisation du flux sanguin.
2. Artères musculaires et artérioles et gestion de la distribution sanguine
   2.1 Importance du diamètre pour la pression artérielle moyenne (segment résistif).
   2.2 Richesse de la média en fibres musculaires et vasomotricité.
   2.3 Présence d'une innervation orthosympathique et de récepteurs membranaires aux catécholamines permettant un contrôle de la vasomotricité.
3. Capillaires et échanges cellules/sang
   Caractères structuraux adaptés à la fonction d'échanges.
4. Veines et retour veineux
   4.1 Flaccidité de la paroi, forte compliance et fonction de réservoir de volume.
   4.2 Valvules, fibres lisses et retour veineux.

Le sang et les sèves circulent dans un système vasculaire. On a souvent considéré, à tort ou à raison, ces fluides biologiques et les vaisseaux qui les contiennent comme structuralement et physiologiquement analogues. Discutez cette analogie

La délimitation de ce sujet est assez délicate. Il convient d'en définir précisément les termes en introduction. En Biologie, une analogie est une ressemblance fonctionnelle entre 2 structures d'origine totalement différente. Si la définition d'un vaisseau sanguin ne pose pas de problème, il n'en va pas de même pour les structures où circulent les sèves : le libellé incite à inclure dans les systèmes vasculaires non seulement les vaisseaux où circule la sève brute mais encore les tubes criblés où circule la sève élaborée. Le programme restreint l'étude aux mammifères pour les vaisseaux sanguins, et aux angiospermes pour les systèmes conduisant les sèves. Il s'agit donc de rechercher jusqu'à quel point les vaisseaux sanguins d'une part, les vaisseaux du xylème et les tubes criblés du phloème, d'autre part, se ressemblent. Pour cela, bien sûr, il ne faut pas étudier successivement ces deux systèmes. Nous comparerons successivement les caractères généraux de ces systèmes, les mécanismes de circulation des fluides qu'ils contiennent puis les modalités de contrôle de ces mécanismes.

1. Caractères généraux des systèmes vasculaires
   1.1 Les fluides
   – Des solutions aqueuses (sèves) ou un tissu à matrice extracellulaire liquide (sang)
   – Composition : insister sur le caractère dilué des sèves par rapport au plasma.
   – Fonctions : corrélations trophiques et hormonales
   1.2 Les voies de circulation
   – Système clos pour les vaisseaux sanguins, ouvert sur le milieu extérieur pour le xylème.
   – Circulation intracellulaire pour la sève élaborée dans le phloème.

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

– Circulation extracellulaire, dans des cellules mortes pour la sève brute.

– Circulation extracellulaire, dans des organes tubulaires pour le sang.

2. Mécanismes de la circulation des fluides biologiques

2.1 Un point commun : circulation suivant un gradient de potentiel hydrique.

2.2 Des différences quant-à l'origine de ce gradient.

– Travail cardiaque pour le sang.

– Évaporation de l'eau foliaire et forces de tension/cohésion pour la sève brute.

– Potentiel osmotique résultant de transports membranaires (charges du xylème dans les racines, du phloème dans les feuilles).

2.3 Importance relative de la convection et de la diffusion.

Elle est liée à la vitesse de circulation. La convection intervient seule dans les vaisseaux sanguins et le xylème. Convection et diffusion contribuent à la circulation de la sève élaborée et aux échanges entre les autres systèmes vasculaires et les cellules.

3. Contrôle de la circulation des fluides biologiques

3.1 Contrôle du diamètre des vaisseaux.

– Adaptation aux activités des organes par la vasomotricité des artérioles et des veines.

– Adaptation au cycle des saisons par le fonctionnement du cambium (bois de printemps et bois d'été ; arrêt hivernal).

3.2 Contrôle du moteur de la circulation.

– Contrôles de l'activité cardiaque : nerveux, hormonal et local.

– Contrôles du degré d'ouverture des stomates : local et hormonal.

3.3 Correction des interruptions de la circulation.

– Reconstitution de la continuité de la colonne de sève brute par la poussée radiculaire.

– Mécanismes d'obturation des vaisseaux endommagés ou non fonctionnels : cals dans les tubes criblés, thylles dans les vaisseaux du xylème, hémostase.

Conclusion : l'analogie fonctionnelle ainsi mise en évidence s'explique sans doute par le fait que les contraintes causées par les lois de la dynamique des fluides ont conduit à des réponses convergentes chez les animaux et les plantes. Néanmoins, de grandes différences existent entre les systèmes vasculaires : chez les animaux le plasma est un liquide extracellulaire, qui circule en circuit fermé par l'action d'une pompe musculaire, le cœur ; chez les plantes, les sèves sont extracellulaire (= apoplasmique) pour la sève brute, intracellulaire (= symplasmique) pour la sève élaborée et circulent en circuit ouvert principalement grâce à l'énergie solaire qui entraîne la transpiration foliaire.

Analyse de documents

Exercice 18.1

1. L'application de la loi de Poiseuille à cette portion de l'arbre artériel conduit à écrire :

$$\Delta P = RPT.(D_A + D_B) \Leftrightarrow RP = \Delta P/(D_A + D_B)$$

A.N. : $RPT = 5/100 =$ **$0{,}05$ kPa.min.mL^{-1}**.

2. On applique maintenant la loi de Poiseuille successivement à chacune des deux branches A et B. La différence de pression est la même dans les deux cas, puisque les pressions artérielles d'entrée et de sortie sont identiques.

$$\Delta P = RPT_A.D_A = RPT_B.D_B \Leftrightarrow RPT_B/RPT_A = D_A/D_B$$

Or pour chaque branche, la résistance périphérique RPT est inversement proportionnelle à la puissance quatrième de son rayon, noté r. D'où :

$$RPT_B/RPT_A = r_A{}^4/r_B{}^4 = D_A/D_B$$

A.N. : $r_A{}^4/r_B{}^4 = 90/10 = 9$ d'où $r_A/r_B = \sqrt{3} =$ **1,7**

Le rayon de la branche A est moins de 2 fois plus grand que celui de la branche B ; ceci conduit à un débit 9 fois plus élevé en A qu'en B.

3. Le débit sanguin total se répartit également entre les deux branches A et B qui ont le même rayon. La vasodilatation de la branche B augmente le débit dans cette branche et la diminue dans la branche A.

$$\mathbf{D'_A = D'_B = 50\ mL.min^{-1}}$$

La nouvelle pression de sortie P'_{sortie} est la même pour chaque branche. En appliquant la loi de Poiseuille à la branche A, avec les paramètres du 1° et avec les nouveaux paramètres, il vient :

$$RPT_A = \Delta P/D_A = \Delta P'/D'_A \Leftrightarrow \Delta P' = \Delta P.D'_A/D_A$$

A.N. : $\Delta P' = 5.50/90 = 2{,}8$ kPa d'où $P'_{sortie} =$ **7,2 kPa**

Exercice 18.2

1. Chez un mammifère la pression due à la masse sanguine tend à diminuer la pression artérielle dans la tête. Chez le serpent, la situation est voisine de celle représentée pour l'homme en position couchée sur la figure 18.7 : il n'y a pas de différence de niveau entre la tête et le cœur et la pression systolique suffit à irriguer la tête.

2. Le redressement de la tête diminue le flux sanguin dirigé vers la tête, d'autant plus que l'angle d'inclinaison est plus élevé. Pour un angle supérieur à 45° le flux sanguin céphalique est nul. Les serpents vivant sur le sol ne présentent pas de mécanismes physiologiques permettant de corriger les effets de la posture sur la circulation.

3. Chez les serpents arboricoles, le redressement de la tête en diminue aussi le flux sanguin, mais seulement à partir de 30° et de façon beaucoup moins importante que chez les serpents vivant sur le sol ; la diminution n'excède jamais 20 %. Les serpents arboricoles disposent donc de mécanismes physiologiques permettant de corriger les effets de la posture sur la circulation. Bien qu'il n'y ait aucune indication sur la variabilité des résultats au sein

d'un même groupe, les différences semblent suffisamment importantes pour être jugées significatives. Les différences physiologiques entre les deux groupes de serpents sont à mettre en relation avec leurs modes de vie. Chez les serpents arboricoles, les changements de position avec redressement de la tête sont fréquents ; le fait de posséder des mécanismes correcteurs de la posture constitue donc un avantage sélectif ; ce n'est pas le cas chez les serpents vivant sur le sol.

Chapitre 19

QCM

1. b, e ; **2. b**, **c, d**, NO est un messager intercellulaire, paracrine et non une hormone gazeuse, car chez les animaux les hormones sont transportées par le sang entre les cellules endocrines qui les sécrètent et leurs cellules cibles. NO agit en activant une guanylyl cyclase cytoplasmique ; **3. b, e, f**, la baisse du pH du liquide interstitiel active la production de NO comme toutes les modifications chimiques liées à l'activité métabolique des cellules. C'est la stimulation de l'innervation orthosympathique de l'endothélium qui stimule la production de NO, mais celle-ci libère de l'acétylcholine (contrairement à la règle) ; **4. c** ; **5. a**, **d,** les barorécepteurs s'adaptent en quelques jours à des valeurs supérieures à la consigne ; **6. c**, **d, e** ; **7. a, b, d.**

Question de synthèse

À partir de l'exemple de la pression artérielle, dégager la notion de boucle de régulation

L'introduction peut définir la pression artérielle, présenter la façon dont elle est mesurée et préciser l'intervalle de ses valeurs chez un sujet en bonne santé. Ceci permet de poser le problèmes des mécanismes contrôlant les variations de la pression artérielle. Un plan axé sur la démarche scientifique est ici le choix le plus simple.

1. Mise en évidence d'une régulation

Ceci peut être fait avec l'exemple du § 19.2.2 (passage de la position couchée à la station debout, puis de la position debout statique à la marche). On pourra ainsi non seulement montrer ce qu'est une régulation, mais encore en identifier les effecteurs.

2. Fonctionnement d'une boucle de régulation simple, entièrement nerveuse

2.1 Détection des variations par des récepteurs sensoriels

2.2 Transmission d'une information par voie nerveuse

– Identification expérimentale des voies afférentes et efférentes

– Codage de l'information en fréquence de potentiel d'action

– Intégration par les centres

2.3 Réponses correctrices des effecteurs

3. Diversité des corrélations entre les détecteurs de variations et les effecteurs

La comparaison des effets de la sécrétion de l'adrénaline et de la stimulation de l'innervation orthosympathique en réponse à une hypotension permettra de montrer la complémentarité des corrélations nerveuses et hormonales pour un mécanisme régulateur.

Conclusion : une définition précise d'une régulation peut être donnée. En ouverture, la notion de milieu intérieur, dont les paramètres sont régulés, pourra être dégagée.

Analyse de documents

Exercice 19.1 : Contrôle de la vasomotricité des artérioles coronaires

1. À partir d'une valeur de 40 cm H_20, l'augmentation de la pression transmurale entraîne une vasoconstriction des artérioles isolées. Compte tenu de la variabilité des réponses au sein d'un même lot, la réponse ne diffère pas significativement, que les artérioles soient intactes ou dépourvues d'endothélium. Ceci démontre que NO n'intervient pas dans cette réponse qui pourrait être due à une action directe de la pression sur les myocytes lisses. En effet, l'augmentation de la pression étire les myocytes ; or la force de contraction des myocytes striés augmente à la suite d'un étirement. Il n'est donc pas déraisonnable de penser qu'il puisse en être de même pour les myocytes lisses.

2. Les artérioles intactes réagissent à une augmentation de la pression transmurale par une vasoconstriction, et à l'augmentation du gradient de pression artériolaire par une vasodilatation. Les artérioles dépourvues d'endothélium ne réagissent qu'aux variations de la pression transmurale. La vasodilatation artériolaire obtenue dans la deuxième série d'expériences est due à un facteur endothélial vasodilatateur (sans doute NO). L'augmentation du gradient de pression entraîne une augmentation de débit (loi de Poiseuille) ; or les contraintes mécaniques exercées par un fort débit sanguin sur l'endothélium font partie des facteurs stimulant la NO synthase.

Exercice 19.2 : Réponses des fibres sympathiques aux variations de pression dans le sinus carotidien

Le graphique du bas présente un enregistrement global de l'activité électrique d'un nerf ; il ne s'agit pas de

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

potentiels d'action. Néanmoins, l'importance de l'activité enregistrée sur le nerf est le reflet des fréquences des potentiels d'action des fibres constituant le nerf.
Lorsque la pression sinusale augmente au-delà de 15 kPa, on constate que l'activité du nerf orthosympathique cardiaque diminue. Ceci met en évidence l'existence de barorécepteurs dans le sinus. Le lien entre ces barorécepteurs et l'innervation cardiaque passe par les centres cardiovasculaires : quand la pression dans le sinus augmente, la fréquence de décharge des fibres afférentes augmente ; c'est par l'intermédiaire d'un interneurone central inhibiteur que les fibres orthosympathiques sont inhibées. Ceci entraînera une diminution du débit cardiaque qui corrigera la variation de pression initiale.
Les mécanismes inverses se produisent lorsque la pression sinusale chute à quelques kPa.

Bibliographie

ALBERTS B., JONHSON A., LEWIS J., RAFF A., ROBERTS K., WALTER P. – *Biologie moléculaire de la cellule,* 4e éd. Flammarion, Paris, 2004.

AUGER R., LAPORTE-CRU J. – *Flore du domaine atlantique du Sud-Ouest de la France.* C.R.D.P., Bordeaux, 1982.

BEAUMONT A., CASSIER P., TRUCHOT J.P., DAUCA M. – *Biologie et physiologie animales.* 2e éd. Dunod, Paris, 2004.

BEAUMONT A., TRUCHOT J.P., DU PAS-QUIER L. – *Respiration, circulation, sys-tème immunitaire.* Dunod, Paris, 1995

BERG J.M., TOMOCZKO J.L. , STRYER L. – *Biochemistry.* Freeman and Co, New York, 2002.

BERGER F. – *Le rôle du calcium dans la physiologie du muscle strié.* Bulletin de l'APBG, n°4, 2004, pp. 699-714.

BERNARD J.J. – *Bioénergétique cellulaire.* Ellipses, Paris, 2002.

BERNE R.B., LEVY M.N., KOEPPEN B.M., STANTON B.A. – *Physiology.* 5e éd. Elsevier-Mosby, Saint-Louis, 2004.

BOREL J.P., MAQUART F.X., LE PEUCH C., RANDOUX A., GILLERY P., BELLON G., MONBOISSE J.C. – *Biochimie dynamique.* DeBoeck Université, Paris, Bruxelles, 1997.

CALLEN J.C. - *Biologie cellulaire, des molécules aux organismes*, 2e éd. Dunod, Paris, 2005.

CAMEFORT H., BOUE H. – *Reproduction et biologie des végétaux supérieurs.* Doin, Paris, 1979.

CASSIER P., BRUGEROLLE G., COM-BES C., GRAIN J., RAIBAUD A. – *Le parasitisme. Un équilibre dynamique.* Masson, Paris, 1998.

CÔME D. – *Les végétaux et le froid*. Hermann, Paris, 1992.

CRUIZAT P., COCHARD H., AMEGLIO T., – *L'embolie des arbres*. Pour la science n° 305, mars 2003.

DEJOURS P. – *Principles of comparative respiratory physiology.* 2e éd. Elsevier, Amsterdam, 1981.

DELROT. S. – *Les sèves et leur circulation*. Dossier *Pour La Science*, janvier 2000.

DUCREUX G. – *Introduction à la botanique.* Belin, Paris, 2002.

DUHOUX E., NICOLE M. – *Biologie végétale Associations et interactions chez les plantes.* Dunod, Paris, 2004.

ECKERT R., RANDALL D., AUGUSTI-NE G. – *Physiologie animale.* De Boeck Université, Paris, Bruxelles, 1999.

FATTOUM A. – *Régulation de la contraction du muscle lisse.* Médecine/Sciences 1997 ; 13 : 777-89.

GAYRAL P. - *Les Algues.* Doin, Paris, 1975.

GOUYON P.-H. (sous la direction de) – *Aux origines de la sexualité*. Fayard, Paris, 2009.

GRIFFITH A., GELBART W., MILLER J., LEWONTIN R. – *Analyse génétique mo-derne.* De Boeck Université, Bruxelles, 2001.

GULLAN P.J., CRANSTON P.S. – *The insects : an outline of entomology.* Chapman & Hall, Londres, 1994.

HAMMOND C., TRITSCH D. – *Neurobiologie cellulaire.*Doin, Paris, 1990.

HARTL D. L., JONES E . W. – *Génétique. Les grands principes.* 3e éd. Dunod, Paris, 2003.

HARTMANN C., JOSEPH C., MILLET B. – *Biologie et physiologie de la plante*. Nathan université, Paris, 2000.

HELLER R., ESNAULT R., LANCE C. – *Physiologie végétale. Tome 1 : nutrition,* 6e éd. Dunod, Paris, 1998.

HELME-GUIZON A. – *Mécanisme d'ouverture et de fermeture des stomates : une démonstration expérimentale*. Bulletin de l'APBG n° 4, 2004.

HEUSER S., DUPUY H-G. – *Atlas. Biologie animale. Tome 1. Les grands plans d'orga-nisation.* Dunod, Paris, 1998.

HEUSER S., DUPUY H-G. – *Atlas Biologie animale. Tome 2. Les grandes fonctions*. Dunod, Paris, 2002.

HOURDRY J., CASSIER P., D'HONDT J.-L., PORCHET M. – *Métamorphoses animales. Transitions écologiques.* Col-lection Méthodes, Hermann, Paris, 1995.

IDELMAN S., VERDETTI J. – *Endocrinologie et communications cellulaires.* Tec et Doc, Paris, 2003.

KARP G. – *Biologie cellulaire et moléculaire.* De Boeck Université, Paris, Bruxelles, 1998.

LANDRY Y., GIES J.P. – *Pharmacologie. Des cibles vers l'indication thérapeutique.* Dunod, Paris, 2003.

LANEELLE G., ASSELINEAU J. – *Bio-chimie bactérienne*, Hermann, Paris, 1990.

LAVAL-MARTIN M., MAZLIAK P. – *Nutrition et métabolisme.* Hermann, Paris, 1995.

LECOINTRE G., BONNET M.-L., CARIOU F. et DUCO A. – *Comprendre et enseigner la classification du vivant.* Belin, Paris, 2004.

LECOINTRE G., FORTIN G., GUILLOT G. et BONNET M.-L. – *Guide critique de l'évolution.* Belin, Paris, 2009.

LECOINTRE G., LE GUYADER H. – *Classification phylogénétique du vivant.* Belin, Paris, 2006.

LEMER C. et RIANT J.-P. – *Petit manuel d'auto-coaching en Prépa*. Dunod, Paris, 2008.

LODISH H., BERK A. , ZIPURSKY S. – *Molecular cell biology.* Freeman and Co, New York, 1999.

MEYER S., REEB C., BOSDEVEIX R. – *Botanique.* Maloine, Paris, 2004.

MOROT-GAUDRY J.-F., MOREAU F., PRAT R., MAUREL C., SANTENAC H. – Biologie végétale : nutrition et métabolisme. Dunod, Paris, 2009.

PAVANS de CECATTY M., ULYSSE J., ULYSSE J.F. – *L'imagerie dans la recherche biologique et médicale.* Bul-letin de l'APBG n° 2 bis, 1998.

PERRY J.J., STALEY J.T., LORY S. – *Microbiologie.* Dunod, Paris, 2004.

PRESCOTT L.M. – *Microbiologie.* De Boeck Université, Paris, Bruxelles, 2003.

PURVES D., AUGUSTINE G.J., FITZPATRICK D., KATZ L.C. – *Neuroscience.* 2e éd. Sinauer associated, 2001.

RAYNAL-ROQUES A. – *La botanique redécouverte.* Belin-INRA, Paris, 1994.

REGNIER V., CHADEFAUD M. – *Histoire Naturelle.* Delagrave, Paris, 1938.

REVEST P., LONGSTAFF A. – *Neurobiologie moléculaire.* Dunod, Paris, 2000.

de REVIERS B. – *Biologie et phylogénie des algues.* Belin Sup, Paris, 2003.

RICHARD D., ANSELME B., BAEHR J.C., CHAFFARD J., MEREAUX J., PERIL-LEUX E., VALET P. – *Physiologie des animaux Tome 1* : *Physiologie cellulaire et fonctions de nutrition.* Nathan, Paris, 1997.

RICHARD D., ANSELME B., BAEHR J.C., CHAFFARD J., MEREAUX J., PERIL-LEUX E., VALET P. – *Physiologie des animaux. Tome.2* : *Construction de l'organisme, homéostasie et fonctions de relations.* Nathan, Paris, 1998.

RIEUTORT M. – *Physiologie animale Tome 1. Les cellules dans l'organisme.* Masson, Paris, 1998.

RIEUTORT M. – *Physiologie animale. Tome 2. Les grandes fonctions.* Masson, Paris, 1999.

RHOADES R.A., TANNER G.A. – *Medical physiology* 2e éd. Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia, 2003.

ROBERT D., DUMAS C., BAJON C. – *Biologie végétale : La reproduction*. Doin, Paris, 1994.

ROLAND J.C. – *Biologie végétale Organisation des plantes sans fleurs*. 6e éd. Dunod, Paris, 2004.

ROLAND J.C, ROLAND F. - *Biologie végétale Organisation des plantes à fleurs*. 8e éd. Dunod, Paris, 2001.

SCHMIDT-NIELSEN K. – *Physiologie ani-male. Adaptations et milieux de vie.* Dunod, Paris, 1998.

SHECHTER E. – *Biochimie et biophysique des membranes.* 2e éd. Dunod, Paris, 1997.

STRYER L., BERG J.M., TYMOCZKO J.L. – *Biochimie.* 5e éd., Flammarion, Paris, 2005.

TAIZ L., ZEIGER E. – *Plant physiology*, 3e éd. Sinauer Associates, Sunderland, 2002.

THIBAULT C., BEAUMONT A., LEVASSEUR M.C. – *La reproduction des vertébrés.* Masson, Paris, 1998.

THIBAULT C, LEVASSEUR M.C. – *La reproduction chez les mammifères et l'Homme* INRA & Ellipse, Paris, 2001.

TURQUIER Y. – *L'organisme en équilibre avec son milieu. Tome 2*. Doin, Paris, 1994.

VALLADE J. – *Structure et développement de la plante. Morphogenèse et biologie de la reproduction des Angiospermes.* Dunod, Paris, 1999.

VANDER A.J., SHERMAN J.H., LUCIANO D.S., BRIÈRE R. – *Physiologie humaine.* 4e éd. Maloine, Paris, 2004.

VOGT C., YUNG E. – *Traité d'anatomie comparée pratique. Tome 1.* Reinwald, Paris, 1888.

VOGT C., YUNG E. – *Traité d'anatomie comparée pratique. Tome 2.* Reinwald, Paris, 1894 .

WEINMAN S., MEHUL P. – *Toute la biochimie*. Dunod, Paris, 2004.

WHEATER P.R., BURKITT H.G., DANIELS V.G. – *Histologie fonctionnelle.* 4e éd. De Boeck Université, Paris, Bruxelles, 2001

SITES INTERNET

http://www.snv.jussieu.fr/bmedia

http://kimura.univ-montp2.fr/~adv/arbredelavie/

http://concours-interens.ens-lyon.fr/

http://www.concours-agro-veto.net/

http://g2e.ensg.inpl-nancy.fr

http://tolweb.org/tree/

http://www.seedbiology.de/index.html

Index

A
α actinine 371
Abdomen 548
Absorbotrophie 614
Acétylcholine 276, 382, 459
ACh estérase 384
Acicule 567
Acide
  abscissique 82, 104
  gibbérellique 105
Acides aminés 6
Acinus 586
Acœlomates 573
Acrosome 182
Actine 370, 417
Actinoptérygiens 17
Activité respiratoire 106
Actomyosine 373
Aculéates 563
Adénylyl cyclase 303
Adephaga 555
ADN 6
Adrénaline 269, 277, 402, 483, 502, 520
Adventice 587
Aéquorine 384
Aérocystes 601
Aéroponique (culture) 66
Agent de couplage 388
Agoniste 294
Agrumes 169
Air résiduel 42
Akène(s) 151, 662, 665
Albuginée 593
Albumen 659
Albuminée 659
Algue 20
  brune 601
Allèle 204
Allogamie 134
Allopolyploïdes 215
Alvéoles 591
Amande 657
Amanites 611
Amétaboles 564
Amidon 146
Ammonification 255
Amniotes 17
AMPc 303
Amphimixie 196
Amplificateur (enhancer) 320
Amplification 310
Anatrope 652
Anémochorie 672
Anémophilie 640
Angine de poitrine 450
Angiosperme(s) 19, 645, 652, 653
  dichogames 135
  dioïques 135
  hermaphrodites 224
  monoïques 224
Angiospermie 156
Anhydrase carbonique 425, 426
Anhydrobiose 620
Animaux collecteurs 154
Ankyrine 417
Annélide(s) 16, 28, 566
Annuelles 127
Antagoniste 294
Anthéridies 120, 618, 631
Anthéridiogène 122
Anthophytes 653
Antrum 189
Apocrites 563
Apoflorie 166
Apomixie 162
Apoplasme 66
Appareil digestif 585
Appareil végétatif 162
Aptérygotes 564
Arabidopsis thaliana 135
Arachide 152
Arbre 635
Archées 11
Archégones 120, 618, 632, 653
Archégoniates 626
Archosauriens 17
Arénicole 28, 48, 568
ARN 6
Artères 470
Artériole 407
Arthropodes 15, 548
Articles 609
Arum 138
Ascaris 574
Ascospores 613
Asque 208, 613
Assise du tapis 647
Assise mécanique 118, 134, 630, 646
Athérosclérose 450, 477
ATP 373, 401
Atténuateur (silencer) 320
Autocrinie 273
Autofécondation 224
Autogamie 134
Auto-incompatibilité
  gamétophytique (AIG) 225
  sporophytique(AIS) 225
Automatisme cardiaque 450
Autopolyploïdes 215
Autorégulation métabolique 407
Autotrophes 240
Auxèse 150
Auxine 100
Axones 581

B
2-3 bisphosphoglycérate 419, 424
Bactériochlorophylle a 243
Baies 668
Balanciers 558
Bande 3 416, 417
Barorécepteurs 516
Baroréflexe 516
Basides 611
Basidiomycètes 610
Basidiospores 611
Bicontes 12
Bilatéraliens 548, 571
Biocœnose 238
Biodiversité 4
Biotope 238
Bisannuelles 127

Bivalent 205
Boucle d'inactivation 345
Boucle de régulation 520
Bourgeons
  adventifs 168
  axillaires 166
Bourre 99
Bouturage 170
Bouture 165
Bradykinine 507
Branchies 27
  filamenteuses 28
  lamelleuses 29
Brassage(s)
  interchromosomique 209
  intrachromosomique 209
  chromosomiques 124
Brosses ciliaires 542
Bruit du cœur 435
Bryophytes 19, 618
Bulbe pileux 579
Bulbes 96
Bulbilles 166
  d'inflorescence 166
  foliaires 166
  préformées 170

C

Ca^{2+}-ATPase 393, 390
Caféine 403
Calcium 373
Calcium-induced calcium release (CICR) 391
Callogenèse 171, 172
Callose 140
Calmoduline 394, 448
Calséquestrine 385, 390
Cambium 636
Campylotrope 652
Canal
  de l'épendyme 583
  inactivé 336
Canaux
  à Na^+ Vd 340
  calciques 386
  calciques de type 443
  chimio-dépendants 345
  de fuite 333, 345
  ligands 345
  mécano-dépendants 345
  résinifères 638
  « Shaker » 69, 82
  voltage dépendants 345
  voltage ou tension dépendants 333
Cap Z 371
Capacitance 26
Capacitation 186, 192
Capacité au champ (ou capacité de rétention maximale) 58
Capillaire(s) 486
  continu 407
Capsule(s) 151, 618, 622
Carbhémoglobine 425
Carbone (assimilation du) 254
Carboxyhémoglobine 427
Cardiomyocytes 390
Carex 170
Caroncule 660
Carpelle 128, 143
Caryopses 667
Cassure 164, 165
Castes 560
Catécholamine 269, 313
Caulogenèse 171, 172
Cavitation 78
Cellule(s)
  caliciformes 586
  centrale 133, 142, 653
  de garde 61
  de Schwann 582
  de Sertoli 180, 186, 594
  de transfert 70, 143
  endocrines 587
  Germinales Primordiales (CGP) 180
  gliales 355
  interstitielles 593
  jointives 595
  mères des spores 118
  postsynaptique 582
  reproductrice 130
  sexuées 179
  spermatogène 130
  trachéolaire 35
  végétative 130
Cernes 637
Chambres à pression 64
Champignons 20, 607
Charge
  des tubes criblés 86
  du xylème 70
Chiasma 207
Chimiolithoautotrophe 248, 255
Chimiolithotrophie 248
Chimioorganotrophie 250, 253
Chimiosynthèse 248
Chimiotactisme 120, 122
  positif 122
Chimiotrophes 240
Chlorobiontes 14, 601, 634
Chloroplaste(s) 602
  unique 600
Cholinestérase 286
Chondriome 198
Chorde 6
Chorion 586, 592, 596
Chromoalvéolés 12
Chromosomes en écouvillons 207
Clade 10
Cladomien 605
Classification phylogénétique 3
Clone 170, 174, 624
Codage 384
  de l'information 351
Cœlomates 571
Cœnozygote 608
Co-évolution 138
Coléoptile 667
Coléorhize 667
Collagène 363
Colorant de May Grünwald 589
Columelle 544
Communication
  animale 268
  intercellulaire 291
Compartiments liquidiens 488
Complexe hypothalamo-hypophysaire 278
Complexe phloémien 84
Complexe synaptonémal 205
Compliance 492
  artérielle 475
Conceptacles 603
Conditions optimales 162
Conductance élémentaire 334
Conduction saltatoire 357
Cônes
  femelles 641
  mâles 640
Conifères 637
Consommateurs 238
Contraction 363
Convection 24, 63
Coquille 546

Corégulateurs 320
Cornes 583
Corona radiata 192
Coronaires 448
Coronaropathies 450
Corrélation(s) 274
  hormonales 270
  informative 274
  nerveuses 270
  paracrine 273
  trophique 274
Cortex 187
Corticosurrénale 268
Cortisol 402
Côté postsynaptique 279
Cotylédons 143, 657
Coupes fines 577
Couplage
  mécanique 386
  mécano-chimique 375
Courant
  entrant 334
  global 334
  sortant 334
  unitaire 333
Crochet 539
Croisement-test 217
Crossing-over 207
Crustacé 29
Cryosection 577
Cténidies 546
Cumulus oophorus 189
Cuticulates 14
Cyanobactéries 241
Cycle(s)
  cardiaque 433
  de Cori 402, 404
  des éléments 258
  digénétique 124, 127, 156
  diplophasiques 127
  haplodiplophasiques 127
  haplophasiques 127
  monogénétiques 127
  monogénétique diplophasique 605
  trigénétiques 127
Cystes 601
Cystogamie 608
Cytosquelette 365

D

DAG 309
Débit cardiaque 437
Décapacitation 186
Décharge du phloème 90
Déchirure 134
Décomposeurs 238
Décours décrémentiel 346
Dédifférenciation 172
Déficit en dioxygène 398
Déhiscence 647
  denticide 663
  paraplacentaire 663
  poricide 663
  valvaire 663
  suturale 663
Délétion 215
Dépolarisation 331
Derme 579, 596
Désensibilisation 310
Détecteur 342
Dette en dioxygène 398
Deutérostomiens 14
Développement
  direct 549, 564
  embryonnaire 5
  indirect 549
Diaphragme 622
Diapsidés 17
Diaspore 152
Diastole ventriculaire 437
Diazotrophe 240, 256
Dicotylédones 653
Dictyostèle 629
Différenciation 172
Diffusion 23
Dioïques 129
Diplotène 207
Diptères 137
Disques
  imaginaux 558
  intercalaires 439
Dissémination 150
Diversité génétique 127
Dixon (expérience de) 77
Domaine en « doigt à zinc » 319
Donneur d'électrons 242
Double
  circulation 44
  fécondation 142, 143, 156
Drépanocytose 423
Drupes 668
Dunes 170
Duplication 216
Dystrophie 372
Dystrophine 372

E

Eau
  gravitaire 58
  liée 58
Éboulis 170
Écaille ovulifère 641, 642
Ecdysozoaires 548
Échanges
  à contre-courant 44
  transcapillaires 488
Échographie cardiaque 432
Écosystèmes 238
Écrevisse 29, 48
EDTA 373
Effet
  Bohr 422
  chronotrope négatif 459
  chronotrope positif 461
  Haldane 426
  inotrope positif 461
  Root 422
Éicosanoïdes 273
Élasticité 363
Élastine 470
Électrocardiogramme (ECG) 443
Éléments transposables 222
Élytres 554
Embolies 78
Embryon(s) 643
  adventifs 168
  cordiforme 143
  courbe 657
  globuleux 143
Embryophytes 599, 626, 634, 653
Émetteur 278
Endocarpe 151, 152, 655
Endocrine 272
Endocrinie 273
Endoderme 628
Endomysium 371, 580
Endonèvre 581
Endoptérygotes 556, 558, 564
Endosperme 641
Endosymbiose 602
Endothélium(s) 587, 595
Endozoochorie 153
Énervation 272
Ensemble monophylétique 3
Entérocytes 586

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Entomogamie 137
Entre-nœuds longs 165
Éosine 589
Épicarpe 150, 655
Épicéa 645
Épicotyle 657
Épiderme 578, 639
Épididyme 186, 593
Épigée 672
Épimysium 371, 580
Épinèvre 581
Épiphragme 543
Épithélium(s) 578, 595
  de revêtement 586, 596
  glandulaires 596
  pavimenteux 595
  pluristratifié 593
  prismatiques 595
  simples 592, 595
  stratifiés 595
Épizoochorie 153
Érythrocytes 413, 424
Érythropoïétine (EPO) 424
Escargot 543
Espace synaptique 279
Espèces dioïques 176
Étamines 128
Éthylène 100
Étiolement 110
Eubactéries 11
Eucaryotes 12, 599
Eumycètes 14, 617
Euphyllophytes 630, 634, 645, 653
Eutrachéophytes 653
Exalbuminées 657
Excavobiontes 12
Excitabilité 331, 332
Exercice physique 498
Exine 118, 130, 631, 650
Exocytose 281
Exoptérygotes 551, 552, 564
Exsudats racinaires 66

F

Facteur(s)
  limitant 74
  paracrines 504, 511
  paracrines endothéliaux 483
Fécondation 121, 179, 630
Fermentation 252
  lactique 402
Fermeture éclair à leucine 319
Feuille
  simple 627
  réduite 165
Fibre(s)
  amyélinique 356
  blanches 405, 406
  musculaires 364
  myélinique 355
  nerveuses 581
  rouges 405, 406
Fick (loi de) 24, 26
Filicophytes 19, 634
Fixation 577
Flagelle 183
Fleurs
  cléistogames 134
  protandres 224
  protogynes 224
Floraison 162
Flux hydriques 55
Follicule(s) 151, 594, 663
  cavitaire 189
  de De Graaf 189
  pileux 579
  primaire 189
  secondaire 189
Folliculogenèse 187
Force protonmotrice 67
Fragment 162
Fragmentation 162, 165
Fréquence cardiaque 433
Fronde(s) 117, 627
Fruit(s) 156, 655
  à noyau 668
  à pépins 668
  charnus 151, 662
  parthénocarpiques 671
  secs 151, 656
  secs déhiscents 662
  secs indéhiscents 662
Fucoxanthine 601
Funicule 131

G

Gâchette calcique 391, 393
Gaine de myéline 581
Gamétanges 621, 626, 653
  femelles 120
  mâles 120
Gamètes 122, 179
  femelles 133
  mâles 130
Gamétocyste
  femelle 604
  mâle 604
Gamétogenèse 122, 179, 187
  améiotique 127
  méiotique 127
Gamétophyte
  femelle 133
  mâle 131, 640, 650
Gardon 527
Gel hydrophile 140
Gemmule 657
Génération 124
Gènes sauteurs 222
Genévrier 645
Génotype 204
Géophyte 117
Germination 106
Glande
  endocrine 274, 593
  de Brünner 586
  de Lieberkühn 586
Globules
  blancs 589
  rouges 413, 589
Glucagon 402
Glucocorticoïde 269
Glucose 6-phospatase 406
Glycogène 365
Glycogène-phosphorylase 403
Glycogène-synthétase 403
Glycogénolyse 402
Glycophorine 416
Gnathostomes 17
Gordiens 576
Gourbet 170
Gousse(s) 151, 655
Graines 95, 156, 643, 657
  à albumen 146
  à périsperme 146
  amylacées 148, 659
  exalbuminées 146
  oléagineuses 148
  protéagineuses 148
Grains d'aleurone 146, 659
Grand PPS 349
Granulocytes 590
Granulosa 189
Grenouille verte 532
Groupe
  monophylétique 10

paraphylétique 10
polyphylétique 10
Guttation 78
Gymnospermes 20
Gynostème 135

H

Haltères 558
Haploïde 208
Hardy-Weinberg (loi de) 211
HAT (Histone AcétylTransférase) 320
HDAC (Histone DésACétylase) 320
Hématies 413, 416
Hémimétaboles 552, 564
Hémitrachéophytes 626, 653
Hémocyanine 47
Hémoglobine 46
F 422
fœtale 422
S 423
Hémolymphe 414
Henry (loi de) 25
Hérédité 208
Hérythrocytes 416
Hétérochontes 12, 605
Hétérotrophes 240
Hétéroxylé 637
Hétérozygotie 225
Hile 657
Histogenèse 555
Histologie 577
Histolyse 555
Holométaboles 556, 558, 564
Homoxylé 637
Hormone(s) 270, 272
sexuelles 317
thyroïdiennes 317
Houppier 635
HRE (Hormone Response Element) 319
Humidité relative 58
Humus 259
Hydratation 140
Hydroïdes 620
Hydroponique (culture) 66
Hyménoptères 137, 560
Hyperémie 483
active 504
postprandiale 510
Hyperpolarisation 331
Hypertension 513, 515
Hyphe 610
Hypocotyle 143, 657
Hypoderme 579, 596, 639
Hypogée 672
Hyponeuriens 548, 571
Hypotension 513, 515
Hypothalamus 269

I

If 645
Îlots de Langerhans 587
Imago 556
Inclusion 577
Influx
centrifuge (moteur) 271
centripète 271
nerveux 351
sensitif 271
Infrutescence 670
Insectes 548
Insuffisance veineuse 493
Intégration 345
Intima 587
Intine 118, 130, 631, 651
Inversion 216
Invertébrés 20
Ion
hydrogénocarbonate 426
tétra-éthyl-ammonium (TEA) 333
Ionotropique 293
IP_3 309
Isogénie 173

J

Jacinthe d'eau 170
Jonctions
myo-tendineuses 371
neuromusculaires 381
Jurin (loi de) 75
Jussie 170
Juxtacrinie 273, 274

K

Kérogène 259

L

Labelle 138
Lamelle
verte 631
hyméniale 610
Laminarine 601
Lanières 601
Larve(s) 549
campodéiformes 555
scarabéiforme 555
Leghémoglobine 257
Légume 655
Lépidoptères 137
Leptoïdes 620
Leptotène 205
Levure 614
Ligaments 363
Ligne de déhiscence 134
Lignée
germinale 180
verte 14, 601, 605, 634
Limbe 630
Linaire cymbalaire 152
Liquide interstitiel 414
Loculicide 655
Locus 204
Loi
de Fick 24, 26
de Henry 25
de Jurin 75
de Poiseuille 473, 474
de Starling 455
du « tout ou rien » 338
Lumière bleue 80
Lymphe 414
circulante 490
interstitielle 488
Lymphocytes 590

M

mAChR 313
Macro-éléments 66
Macrosporange 134, 644
Macrospores 133, 652
Maladie(s) 174
d'Alzheimer 287
Mammifères 31
Mannitol 601
Manteau 540, 546
pollinique 647
Marcotte 165
Matrice pariétale 599
Média 587, 596
Médulla 187
Médullosurrénale 268
Mégacaryocytes 590
Méiocyte 204, 208
Méiose 604, 630, 649
Méiospores 118, 122, 622, 649
Mélèze 645
Membrane de Slavjanski 188

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Méninges 583
Ménisque 76
Mérèse 150
Méristèmes terminaux 143
Mésocarpe 151, 655
Message 274
  électrique 276
  nerveux 351
Messager(s) 274
  autocrines 293
  chimique 270
  nerveux 274
  paracrines 293
Métamorphose 549, 555
Métazoaires 14
  triblastiques 573, 576
Méthémoglobine 418
Micro-éléments 66
Micro-organismes 237, 238
Microprothalle 650
Micropyle 131, 642, 652, 657
Microsporange 131, 640
Microspores 130, 640, 649
Microsporogenèse 649
Milieu intérieur 488
Minéralisation 258
Mitose
  gamétogène 139
  post-méiotique 130, 133
Mitospores 608
Mitosporocystes 608
MLC 394
MLC
  -kinase 394
  -phosphatase 394
Modèle SNARE 281
Mollusques 16
Monocotylédones 653
Monocytes 590
Monosomie 215
Monoxyde de carbone 427
Motoneurone 381
Moule 29, 48, 539
Mousse 618
Mouvement 364
Mucorales 607
Mue 556
Multiplication végétative 162, 164
Multisystème concourant 46
Münch (modèle de) 88
Muqueuses 596
Muscarine 313
Muscle(s)
  adducteur 540
  lisse 393, 584
  striés squelettiques 580
Mutagenèse dirigée 342
Mutations 174
  chromosomiques 213
  géniques 213
Myasthénie 384
Mycélium(s) 607
  à dicaryons 613
  primaires 611
  secondaire 611
Myéline 355
Myoblastes 364
Myocytes 404
Myofibrilles 365, 580
Myofilaments 366
Myoglobine 365
Myokinase 402
Myopathies 372

N

Nébuline 371
Nectar 137
Nématodes 15, 574, 576
Néoglucogenèse 402, 404
Néoptères 554
Néreis 566
Nerfs 581
  moteurs 381
Neurohormone 269
Neurone(s) 581, 595
  présynaptique 582
Neurotransmetteur 276, 277
Névroglie 581, 595
Nicotine 294
Nitratation 247
Nitrogénase 256
Nitrosation 247
Nodules de recombinaison 206
Nœud de Ranvier 357
Nomenclature binomiale 2
Noradrénaline 277, 461, 482, 501
Nouaison 141, 150
Noyau 152
Nucelle 131, 641
Nucléotides 6
Nucules 666
Nullisomie 215

O

Œdème 488
Oiseaux 33
Oiseaux frugivores 154
Oléosomes 148
Ombilic 544
Ontogenèse 5
Oogamie 122
Oogones 604
Oosphère(s) 120, 142, 604, 621, 632, 643, 653
Ophrys 138
Opisthocontes 14
Oreillette 433
Organes
  « puits » 89
  « sources » 89
Organisme 124
  parental 162
Orthosympathique 461, 481
Orthotrope 652
Osmomètre cryoscopique 64
Ostéichthyens 17
Ostiole 61
Ovocyte
  I 187, 189
  II 189
Ovogenèse 187
Ovotide 196
Ovule 652
  orthotrope 641
Oxyde nitrique 504, 511
Oyat 170

P

Pachytène 206
Paléoptères 550
Palindrome 319
Pancréas exocrine 586
Papille dermique 579
Parabronches 34
Paracrine 277
Paracrinie 273
Parapodes 567
Parasites 174
Parasympathique 457
Parenchyme cortical 628
Paroi
  externe 631
  interne 631
Parthénocarpie 150
Parthénogenèse 164

Parvalbumine 390
Patch-clamp 81
Paurométabole 564
Peau 578
Péricarpe 150, 655
Péricycle 628
Périderme 98
Périmysium 371, 580
Périnèvre 581
Période réfractaire 337, 443
  absolue 337
  relative 337
Périplasme 245
Péristome 544, 622
Péristomium 569
Périthèces 614
Pétales 128
Pétiole 629
Phase
  d'anticipation 503, 511
  folliculaire 595
  lutéale 595
Phellogène 636
Phénomène Hamburger 425
Phénotype 204
Phéophycées 605
Phloème 628
Phosphocréatine 365, 401
Phosphoinositides 309
Photolithoautotrophe 255
Photolithotrophes 241
Photolithotrophie 245
Photomorphogenèse 110
Photoorganotrophie 245
Photopériode 99, 101
Photosynthèse
  anoxygénique 243
  oxygénique 241
  phase chimique de la 254
Phototrophe 240
Phylogenèse 5
Phytobenthos 599
Phytochrome 110
Phytoplancton 599
Pigments 99
Pin 645
Pinophyte(s) 19, 635
Placenta 652
Plan d'organisation 4
Plantule 657
Plaque motrice 382
Plaquettes 589
Plasma 413, 488, 589
Plateau calcique 390
Pneumostome 544
Poïkilohydres 620
Point de flétrissement 59
Poiseuille (loi de) 473, 474
Poissons 20, 49
Polarisation 331
Pôle
  apical 595
  basal 595
Pollen 138, 156, 640
Polymères 6
Polynucléaires 590
Polyphaga 555
Polypode vulgaire (*Polypodium vulgare*) 117, 627
Polyspermie 196
Polytric 618
Ponctuation 636
Pont d'union 374
Pores 130
Port prostré 165
Position
  cis 219
  trans 219
Potentiel
  d'action 274, 331
  d'action cardiaque 442
  d'équilibre 333, 334
  d'inversion 334
  de plaque motrice (PPM) 284
  de plaque motrice miniature (PPMm) 284
  de repos 331, 381
  de repos des cellules cardiaques 440
  électrochimique 296
  électrotonique 331, 346
  entraîneur 451
  hydrique 62, 488
  hydrostatique 62
  osmotique 63
  pacemaker 451
  postsynaptiques évoqués 284
  postsynaptique excitateur (PPSE) 283, 349
  postsynaptique inhibiteur (PPSI) 349
Poumon(s) 27, 535
  parenchymateux 31
  sacculaire 30
  tubulaire 33
Poussée racinaire 78
Pression artérielle 470
  différentielle 477
  moyenne 471
  régulation 513
Pression oncotique (Po) 488
Pression partielle d'un gaz 25
Producteurs primaires 238
Pro-embryon 143
Profil d'hydrophobicité 340
Pronucléus 196
Propagation 353
Prophase 205
Propriété de câble 348
Prostaglandines 273
Prostates 186
Prostomium 569
Protandrie 120
Protéine(s) 6, 138, 146
  4.1 416
  G 304
Prothalle 120
Protistes 20
Protoderme 143
Protonéma 624
Protonéphridies 573
Protoplastes 142
Protostomiens 14
Protozoaires 20
Pseudocœlomates 576
Pseudocopulation 138
Ptéridophytes 20
Ptérygotes 548, 564
Pupe 558
Pyrénoïdes 600
Pyxide 664

Q

Quantum 284

R

Races pures 212
Racines 629
  adventives 627
  drageonnantes 168
  néoformées 165
Radicule 657
Radula 546

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.

Rame
dorsale 567
ventrale 567
Rameaux grêles 165
Ramification 164, 170
Raphé 660
Raquettes 165
Rayons ligneux 637
Réaction acrosomique 193
Réceptacles 601
Récepteur
à la dihydropyridine (DHPR) 385
à la ryanodine (RyR1) 385
canal 383
cholinergique 313
couplé à une protéine G (RCPG) 304
intracellulaire 291, 292
intranucléaire 317
ionotropique 291, 383
membranaire 304
métabotropique 291, 293, 304
muscarinique 313, 459
nicotinique 383
périphérique 292
Recombinaison homologue 216
Recombinants 217
Réduction
anabolique 256
chromatique 208
non assimilatrice 251
Réflexe 518
Réhydratation 106
Relaxation 363
Reproduction
asexuée 179
sexuée 162, 655
uniparentale 164
Reptiles 20
Réseaux trophiques 238
Réserve(s) 170, 668
lipidiques 148
Respiration 250
aérobie 247
aérienne 30
anérobie 251
branchiale 30
pulmonaire 30
tégumentaire 30
Restructuration 555
Réticulum sarcoplasmique 365
Rétroaction négative 520
Rétrocontrôle positif 338
Rétrotransposons 222
Reviviscence 620
Rhipidistiens 17
Rhizariens 12
Rhizogenèse 171, 172
Rhizoïdes 618
Rhizome(s) 96, 117, 164, 170, 627
Rhodobiontes 14, 605
Ricin 153
Rostellum 135
Rubisco 254

S

Sac
aérien 34
embryonnaire 131, 156, 652
monosporique 133
pollinique 640, 646
Saisons 95
Samares 667
Sapin 644
Sarcolemme 364, 580
Sarcomère 365, 366
Sarcoplasme 365, 580
Sarcoptérygiens 17
Sauropsidés 17
Sclérification 149
Second messager 304, 309, 446
Segment initial 351
Sélection naturelle 174
Semence(s) 152, 672
sèches 154
Sénescence 99
Sépales 128
Séreuses 596
Sérum 413
Sève
brute 55, 56
élaborée 55, 56
phloémienne 56
xylémienne 56
Sidérophiline 424
Silicules 663
Silique 663
Sillons 583
Simple circulation 45
Siphon 139, 607
Siphonogamie 139, 156, 640, 643
Sommation
spatiale 348
temporelle 348
Sores 117, 630
Souche 162
Souche-test 217
Spadice 138
Spectrine 416, 417
Spermaster 196
Spermatides 181, 594
Spermatocytes
I 180, 593
II 181
Spermatogenèse 180, 593
Spermatogonies 593
Spermatophytes 19, 645, 653, 662
Spermatozoïdes 120, 186, 594, 632
Spermiation 186
Spermiogenèse 181
Sphincters précapillaires 407, 504
Sporanges 117, 156, 653
Spores (cellules mères des) 118
Sporogone 618
Sporophyte 156
Sporopollénine 118, 130
Starling (loi de) 455
Stéréïdes 620
Stigmates 35
Stolons 170
souterrains 167
Stomate 61, 639
Stomatophytes 626, 653
Straménopiles 12, 605
Stratégie poïkilohydre 625
Strepsyptères 555
Stries
d'accroissement 539
scalariformes 587
Stroma 594
Structure
primaire 638
secondaire 638
Suspenseur 143
Suturale 655
Symphytes 563
Symplasme 66
Synapse(s) 279
électriques 453
Synchronisation 142
Syncytium 364
Synergides 142
Système nerveux
autonome 456
central 271

orthosympathique 272
parasympathique 272
périphérique 272
somatique 272
végétatif 272, 456
Système T 384
Systole
auriculaire 437
ventriculaire 435

T

Tactisme 122
Tagmes 548
Tapis 647
Technique
du patch-clamp 295, 336
du voltage imposé 333
Tégument(s) 131, 652, 657
Téléostéen 30
Temps de latence 352
Tendons 363
Ténidie 35
Tension 25
Térébrants 563
Testicule 593
Tétanos 388
Tête 548
Tétra-éthylammonium (TEA) 381
Tétrapodes 17
Tétraspores 118, 649
Tétrodotoxine (TTX) 333, 381
Thalle 599, 605
Théophylline 403
Thèque
externe 189
interne 189
Thorax 548
Thuya 645
Tigelle 143, 657
Tissu 577
cardionecteur 390
conducteur 628
conjonctif 579, 586
de conduction 141
de transfusion 640
de transmission 141
nodal 390, 451
sporogène 130, 622, 647
Titine 371, 390
Torus 636
Totipotence 171
Trachéates 548
Trachées 28, 34
Trachéides 57
aréolées 636
scalariformes 629
Transduction 291
Translocation 215
Transphosphorylation 252
Transpiration 55, 61
Transporteurs
peu spécifiques 73
spécifiques à haute affinité 73
Transposons 222
Travail cardiaque 439
Triade 384
Trisomie 215
Troisième messager 309
Tronc 635
Tropomoduline 371
Tropomyosine 370, 417
Troponine 370
C 390
Tubercules 96, 170
Tubérisation 100, 167
Tubes
criblés 58
séminifères 180
Turgescence 80, 140

U

Ultramicrotome 577
Ulve 599
Ulvophyte 601
Unité
de résistance 150
germinale 142
germinale mâle 142
motrice 381, 405

V

Vaisseaux 57
préférentiel 407
Valves 655
Valvules 492
auriculo-ventriculaires 433
conniventes 585
sigmoïdes 433
Variation antigénique 223
Vasomotricité 478
Végétal 20
Végétaux pionniers 625
Veine mineure 84
Veinule 407
Ventricule 433
Vertébrés 17
Vésicules présynaptiques 279
Vésicules séminales 186
Vie ralentie 149
Villosités intestinales 585
Vitronectine 141
Vivaces 127
monocarpiques 127
polycarpiques 127
Voie
aérobie 401
anaérobie 401
Volume
courant 41
d'éjection systolique 437
mort 41
télédiastolique 435
télésystolique 437

X

Xylème 56, 629

Z

Zéaxanthine 81
Zoïdogamie 122, 622
Zone
corticale 601
d'abscission 100
médullaire 601
pellucide 188, 193
pilifère 59
Zoochorie 672
Zygomycètes 617
Zygote 121, 123
accessoire 142
principal 141
Zygotène 205

© Dunod – La photocopie non autorisée est un délit.



Pour l'éditeur, le principe est d'utiliser des papiers composés de fibres naturelles, renouvelables, recyclables et fabriquées à partir de bois issus de forêts qui adoptent un système d'aménagement durable.

En outre, l'éditeur attend de ses fournisseurs de papier qu'ils s'inscrivent dans une démarche de certification environnementale reconnue.