

USTHB

SCIENCES DE LA TERRE ET DE L'UNIVERS

STU

COURS DE BIOLOGIE GENERALE

SEMESTRE 1

PARTIE I : CYTOLOGIE

CELLULE PROCARYOTE

La cellule procaryote est l'une des organisations cellulaires la plus simplifiée. Elle est caractéristique des Eubactéries (Règne des Monères) souvent appelées procaryotes. Ce sont des organismes unicellulaires vivant isolés ou groupés et dans ce cas, **ne constituant jamais un tissu** mais une colonie ou un clone.

I- Morphologie :

1- Taille:

La taille des bactéries est très variable. En moyenne, elle est comprise entre 0,1 et 10 µm. Il existe des tailles extrêmes (nanobactéries: 25 à 200 nm ; mycoplasmes 0,1 à 0,2 µm et « perle de soufre de Namibie » : 0,1 à 0,3 mm.

2- Forme:

Il existe 04 formes fondamentales : arrondie / Ovalaire (cocci ou coccus au singulier), en bâtonnet (bacille), en vrille (spirille) et incurvée (vibron) et de nombreuses formes intermédiaires.

3- Disposition:

Les bactéries vivent isolées (microcoques) ou groupées par paires (diplocoques, diplobacilles), par quatre (tétrade), en arrangement cubique (sarcine) en amas = grappe de raisin (staphylocoques ou en chaînette (streptocoques, streptobacilles).

II- Ultrastructure :

A- Eléments obligatoires :

Ces éléments sont **toujours présents** dans la cellule bactérienne.

1- Paroi :

C'est une couche rigide et résistante qui confère sa forme à la bactérie (elle est absente chez les Mycoplasmes).

Rôle: protection de part sa rigidité, antigénicité.

Composition chimique :

- **peptidoglycanes = muréine**. C'est un hétéro-polymère composé de la répétition d'un **même** motif osidique pour **toutes** les bactéries (= chaînes polysaccharidiques) et de **ponts peptidiques** identiques pour une bactérie donnée reliant les chaînes polysaccharidiques entre elles. L'association de ces sous unités forme une **macromolécule unique** qui englobe la bactérie.

- Il existe d'autres constituants chimiques variables selon l'espèce considérée mais tous sont reliés aux peptidoglycanes:

* **Les lipides:** la teneur en lipides d'une paroi fait apparaître 2 grandes catégories de bactéries : Gram⁺ et Gram⁻ (coloration de Gram, 1884).

* **Les acides teichoïques** (absents chez les Gram⁻) : ils traversent toute la paroi et ont un rôle antigénique important. Ils sont composés de polyribitol phosphate ou de polyglycérol phosphate.

Coloration de Gram (simplifiée)

- Coloration au violet de Gentiane
- Traitement au Lugol (fixateur du colorant)
- Décoloration par un mélange d'alcool – acétone
- Coloration à la fuschine

La différence de comportement à cette coloration est liée à la richesse en lipides de la paroi.

2- Membrane plasmique :

Elle est accolée à la paroi par la pression interne du cytoplasme. Elle émet des invaginations intracellulaires **irrégulières** souvent en contact avec l'ADN → **le mésosome**. Son rôle est encore discuté. Il semble intervenir dans la synthèse de la paroi, dans la division du matériel génétique de la bactérie elle-même. Il y existe une intense activité métabolique.

Structure et composition chimique :

- Structure trilamellaire en mosaïque fluide de 75 Å (cf. Cours « membrane plasmique » des eucaryotes)
- Lipides : 30%, essentiellement phospholipides. Il n'existe jamais **de cholestérol** (sauf mycoplasmes).
- Protéines : 70% → intense activité.

Rôle :

- Filtre sélectif grâce aux perméases (membrane plus sélective que chez les eucaryotes)
- Respiration cellulaire.

3- Cytoplasme et éléments intracytoplasmiques :

La structure procaryote est caractérisée par l'absence totale de noyau, de cytomembranes, de mitochondries et de chloroplastes. On décrit :

** **Une région cytoplasmique** d'apparence granulaire, riche en nombreuses protéines enzymatiques, ARN, ribosomes (**50S+30S=70S**) groupés en polysomes et en inclusion ou globules (forme de **réserves** diverses: glycogène, amidon, lipides, soufre, phosphates etc...).

** **Une région nucléaire ou nucléoïde** claire représenté par un **ADN circulaire** et **nu** porteur du code génétique, en position centrale et en contact avec le mésosome.

Remarque :

- ADN bicaténaire circulaire = Chromosome bactérien unique (sauf exception)
- Absence d'enveloppe nucléaire de nucléole (s) et de fuseau mitotique pendant la division → la transcription du message génétique en ARNm et sa traduction en protéine se déroulent en un même lieu et de façon simultanée (il n'existe pas de compartimentation physique).

B- Eléments facultatifs :

1- Polymères de surface (Extracellulaire Polymeric Substance = EPS)

Les bactéries peuvent s'entourer d'enveloppes supplémentaires plus ou moins structurées ou diffuses.

- **La capsule :** Couche généralement polysaccharidique au contour bien défini. Elle est de nature polypeptidique pour le Bacille du Charbon (*Bacillus anthracis*).
- **Le glycocalyx :** Feutrage de fibres polysaccharidiques. Chez certaines espèces, la quantité est si importante qu'elle engluie les cellules bactériennes. On parle alors de **Slime** ou de **Biofilms**.
Rôle : Protection contre la dessiccation. Adhérence aux surfaces **inertes** (plaques dentaire de l'émail des dents, prothèses médicales, plan de travail, réseau conducteur...) ou vivantes. Résistance aux antibiotiques, désinfectants et antiseptiques.
- **La couche de surface cristalline ou couche S (S layer):** De connaissance relativement récente, elle est constituée de **protéines ou de glycoprotéines** de PM élevé disposées régulièrement sous forme d'un assemblage para-cristallin.
Rôle : Exosquelette. Adhérence. Résistance au système immunitaire.

2- Gaine :

Présente chez certaines espèces et particulièrement chez celles vivant en milieu aquatique. Elle est constituée de matières métalliques insolubles (oxydes de fer ou de manganèse).

3- Flagelle (s) :

Structure de 6 à 20 µm de longueur et 12 µm de diamètre. Il est constitué par l'agencement des sous-unités protéiques analogues à la myosine → flagelline. La disposition et le nombre de flagelles font partie des critères de classification des bactéries. Le flagelle assure la **locomotion** des bactéries.

4- Plasmides :

Le plasmide est un ADN **extra chromosmique** nettement plus petit que l'ADN bactérien *sensu stricto*. Sa réplication est autonome. Sa présence est liée à des caractéristiques spécifiques de la bactérie (résistance et production d'antibiotiques, résistance au UV, capacité métaboliques, pouvoir pathogène, ...). Il peut être retrouvé en un ou plusieurs exemplaires et/ou en plusieurs copies.

5- Pili (Pilus au singulier) :

Ce sont de très petits filaments visibles en microscopie électronique uniquement (rares chez les Gram⁻). Ils sont constitués de pilines (protéines de PM=17000) et sont différents des flagelles puisque retrouvés tant chez les bactéries mobiles qu'immobiles. Il existe deux catégories de Pili:

- * **Pili somatiques ou communs** : sont nombreux, courts (2 à 3 µm de long) et rigides. Ils servent de moyen de fixation de la bactérie à diverses surfaces animales ou végétales.
- * **Pilus F ou pilus sexuel (1 à 4)** : plus épais. Il constitue la porte d'entrée du plasmide pendant la conjugaison bactérienne

6- Spores :

Ce sont des structures ayant du cytoplasme, une membrane plasmique, de l'ADN, des ribosomes, des enzymes, **mais en sommeil métabolique = forme extrêmement déshydratée et condensée**. Elle sont produites quand les conditions extérieures deviennent défavorables → conservation de l'espèce.

Elles assurent chez certaines espèces **la dissémination** dans l'espace pour coloniser de nouveaux milieux (plus rares).

7- Vésicules de gaz :

Elles permettent la flottation des bactéries aquatiques.

8- Granules et inclusions :

Ces éléments représentent les formes de réserves nutritives de la cellule bactérienne (glycogène, lipides, ...).

9- Repliements membranaires réguliers présentes exclusivement chez les bactéries photosynthétiques (**cyanobactéries**).

10 - Magnétosomes:

Ils renferment de la magnétite: permet l'orientation de la bactérie en fonction du champ magnétique terrestre. Ce sont les seules structures bactériennes à être délimitées par une membrane.

III- Multiplication :

La division de la cellule bactérienne est rapide comparativement à la cellule eucaryote. Elle se fait par division binaire après duplication de son « chromosome bactérien ».

CELLULE EUCARYOTES

MEMBRANE PLASMIQUE

I- Définition :

La membrane plasmique (mbn. Plasmique) est une structure sélective et dynamique qui sépare le milieu intracellulaire (MIC) du milieu extracellulaire (MEC). Elle contrôle ainsi le passage d'ions et de molécules sélectionnés vers l'extérieur ou l'intérieur de la cellule, selon le cas. Elle représente aussi une zone de communication entre la cellule et son environnement : adhérence, perception et reconnaissance de divers signaux chimiques/électriques/hormonaux...

II- Structure, ultra structure et architecture moléculaire :

1- Structure :

En microscope photonique, la mbn. Plasmique n'est pas observable distinctement (=épaississement du cytoplasme).

2- Ultrastructure :

En microscopie électronique et à fort grossissement, la mbn. Plasmique présente une structure **tri stratifiée** ou **tri lamellaire** : deux couches sombre ($\approx 20 \text{ \AA}$ chacune) encadrent une couche claire de 35 \AA (épaisseur total $\approx 75 \text{ \AA}$).

Cet aspect trilamellaire est trouvé \longrightarrow pour toutes les mbn. Plasmiques des organismes du monde vivant et ce quel que soit le type et l'organisation cellulaires (animale, végétale et bactérienne).

\longrightarrow Pour toutes les endomembranes (noyau, RE, Golgi, mtc, chloro...)

d'où la notion de membrane unitaire (unit membrane) proposée par ROBERTSON.

3- Architecture moléculaire :

L'architecture moléculaire d'une mbn. répond au modèle en mosaïque fluide (Singer et Nicholson 1972).

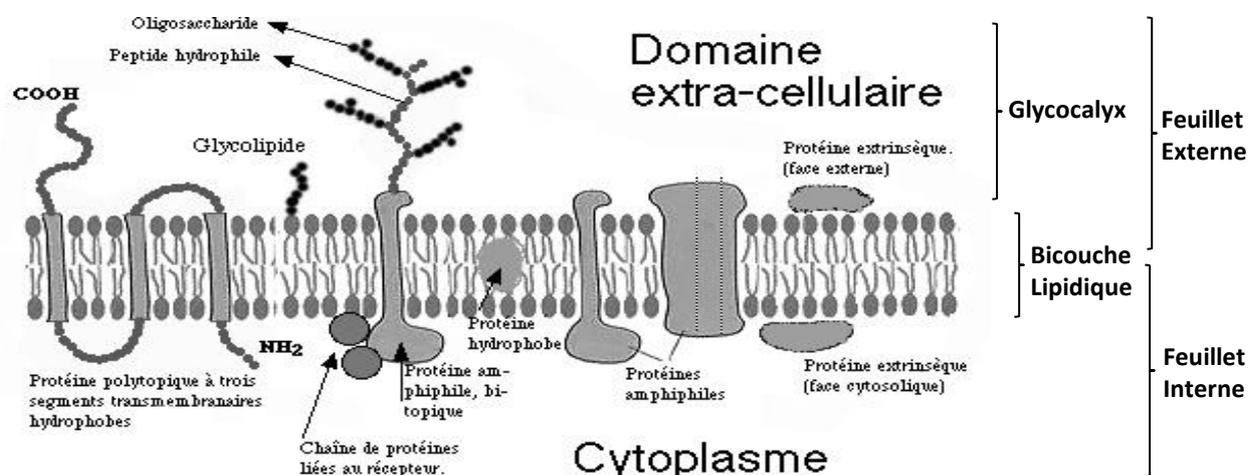


Figure 1 : modèle de Singer et Nicholson 1972)

Rôle et distribution :

Protéines périphériques ou extrinsèques : protéines hydrosolubles disposées de part et d'autre de la bicouche (MIC et MEC)

Protéines intégrées : protéines à tendance \pm hydrophobe et donc \pm enfouies dans la bicouche lipidique. La partie hydrophile baigne dans le MIC et/ou le MEC. Elles peuvent être :

- partiellement intégrées \longrightarrow MEC : récepteurs, reconnaissance...

\longrightarrow MIC : enzyme, relation avec le cytosquelette...

- totalemtent intégrées = protéines transmembranaires qui traversent la membrane de part en part (passage unique ou multiple) : canaux ioniques, protéines de transport (perméase)...

c- Oses : les oses sont toujours liés de façon covalente aux :

- Protéines formant des glycoprotéines, cas le plus fréquent

- lipides formant des glycolipides. Ce type d'association est moins fréquent chez les eucaryotes comparativement aux procaryotes (particulièrement de type Gram⁻ : lipopolysaccharides = LPS).

Rôle et distribution :

Les oses ne sont jamais en contact avec le cytosol. Dans le cas de la mbn. plasmique, ils sont orientés vers MEC formant le glycocalyx ou « cell coat ». En microscopie électronique, le feuillet externe apparaît plus épais que le feuillet interne (**asymétrie membranaire**).

Les oses interviennent dans la reconnaissance, la spécificité, l'adhérence cellulaire....

* FLUIDE ???

Une membrane est une structure dynamique en perpétuel mouvement. Sans cette caractéristique, les échanges entre la cellule et son environnement ne pourraient se réaliser.

La fluidité de la mbn. Est conférée **essentiellement** par les mouvements des phospholipides. Elle varie donc en fonction de la composition lipidique et de la température ambiante.

Différents mouvements des phospholipides :

- **diffusion latérale :** permutation entre molécules voisines au sein d'une même monocouche ($10^7/S$)

- **flip-fop :** mouvement de bascule d'une monocouche à l'autre. Plus rare et ATP dépendant.

- **rotation :** le phospholipide subit une rotation autour de son axe. Phénomène fréquent.

- **inclinasion :** les queues hydrophobes peuvent subir une inclinasion en fonction de la température.

Les déplacements des autres constituants de la mbn. sont liés à leur degré d'hydrophobicité et à leur PM.

III- Rôles physiologiques :

1- Echanges sans déformation de la membrane :

Ces échanges concernent les petites molécules et se déroulent en présence ou en absence d'énergie et/ou de perméase.

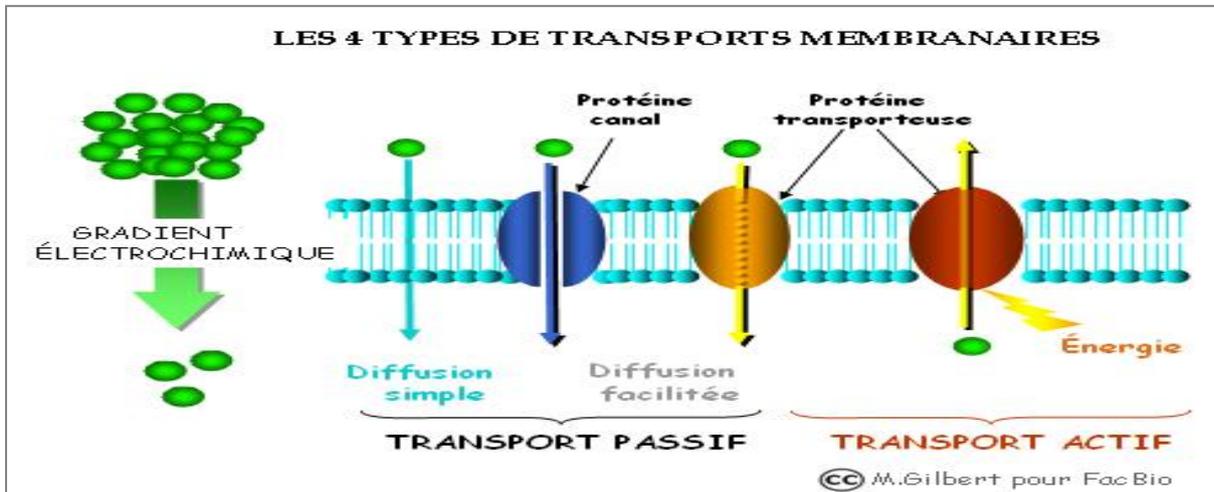


Figure 3 : Transport membranaire

1-1-Transport passif :

a- Transport passif sans perméase=diffusion simple

réalisé → - sans apport d'énergie

- dans le sens du gradient de concentration (MIC → MEC ou MEC → MIC)

concerne les petites molécules : - non polaires (CO₂, O₂, NO,.....)

- polaires mais non chargées (alcool, urée,...)

La vitesse de diffusion à travers la mbn. est fonction du PM et de la nature lipophile de la molécule.

b- Transport passif avec perméase = diffusion facilitée

réalisé → - sans apport d'énergie mais avec intervention d'une perméase (protéine transmembranaire)

- dans le sens du gradient de concentration

concerne - l'eau (aquaporines)

- les molécules –non chargées de faible PM (Aa, acides gras, glucose dans certains cas,...)

- chargées mais de petite taille comme les ions. Dans ce cas, il s'agit de canaux ioniques qui obéissent à un gradient électrochimique.

1-2- Transport actif :

réalisé → - avec apport d'énergie sous différentes formes (ATP, différence de potentiel,...)

- en présence de perméase

concerne - les molécules non chargées → contre gradient de concentration

- les ions → contre gradient électrochimique

2- Echange par déformation de la membrane :

Ce type d'échange concerne les macromolécules et les particules et reste spécifique à la cellule eucaryote.

2-1- Endocytose :

L'endocytose est le transfert d'une fraction de volume extracellulaire dans un compartiment membranaire intracellulaire.

- pinocytose : vésicule <150nm

- phagocytose vésicule=250nm

2-2-Exocytose :

L'exocytose est le phénomène inverse de l'endocytose avec des substrats toujours enfermés dans une vésicule qui se déplace du MIC vers MEC.

Ce phénomène assure de façon générale, le rejet des déchets cellulaires et le renouvellement membranaire mais aussi la sécrétion de diverses substances produites dans le cas particulier des cellules sécrétrice.

3- Transfert d'information(s) :

La mbn. Plasmique assure la communication cellule/cellule et cellule/environnement coordonnant ainsi les activités physiologiques cellulaires.

La communication peut se faire par :

- contact : marqueurs de spécificité tissulaire et cellulaire (reconnaissance du soi), adhésivité entre cellules, réponse immunitaire,.....)

- message(s) électrique(s) : cellule nerveuse

- message(s) chimique(s) : neurotransmetteurs (synapses et plaques motrices), neurohormones et hormones protéiques, facteur de croissance,...

CYCLE CELLULAIRE - NOYAU INTERPHASIQUE - CHROMOSOMES

A-Cycle cellulaire :

La notion de cycle implique l'idée de succession, d'enchaînement d'étapes ordonnées et celle de répétition. Une cellule apparaît, grossit, se structure et se prépare à une division tout en assurant ses activités (interphase), puis disparaît en donnant, par division physique, deux cellules filles identiques (mitose) : c'est le cycle cellulaire.

L'aspect morphologique et/ou structural / ultra structural du « matériel génétique » est différent suivant la phase considérée de la vie de la cellule.

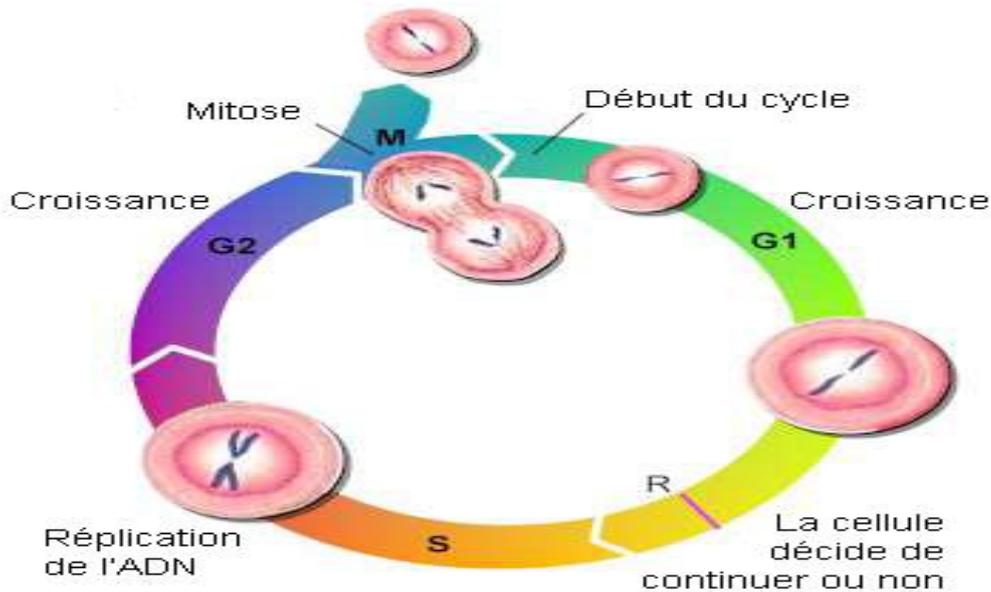


Figure 4 : Cycle cellulaire

1- Interphase :

L'interphase se compose de trois phases

Phases G1 (G → Gap = intervalle) : Survient dès la fin de la division (télophase). Etape d'activités métaboliques et énergétique intenses. La cellule reconstitue son stock de hyaloplasme et d'organites, assure son fonctionnement et son éventuelle différenciation. La quantité d'ADN reste fixe (**abs de réplication**).

En raison de la variabilité de sa durée en fonction du type cellulaire, la phase G1 est déterminante pour la durée du cycle cellulaire lui-même.

G1 ≈ cellules à divisions rapides (cellules embryonnaires, cancéreuses, souches....)

G1 ≈ G0 : phase de repos de plusieurs jours à plusieurs jours à plusieurs années (cellules musculaires, hépatiques....), voir même toute la durée de vie de la cellule ayant perdu ses capacités mitotiques (neurones cristallin....)

G1 variable : (30 à 40 % du cycle) pour le cas général.

Phase S (S → synthèse) : Phase de récupération de l'ADN, de synthèse d'histones et d'auto assemblage du nucléofilament. A la fin de cette phase, chaque macromolécule d'ADN est représentée en deux exemplaires c.à.d. deux chromatides (**quantité d'ADN doublée=4a**).

Phases G2 : Phase de transition, de courte durée, marquée par la poursuite de la protéosynthèse et l'accroissement cytoplasmique (**quantité d'ADN toujours doublée=4a**).

2- Mitose

La mitose est la phase de répartition égalitaire de l'information génétique et de toutes les structures préalablement dédoublées. Sauf exception, les activités cellulaires sont orientées vers les mécanismes nécessaires à la division. **Chaque cellule revient à une quantité d'ADN égale à 2a.**

B- Noyau interphasique :

Le noyau est un compartiment spécialisé spécifique des cellules eucaryotes (noyau vrai) qui dirige les activités et l'aspect physique de la cellule voir de l'individu si il est pluricellulaire.

1- Caractères généraux :

Nombre : généralement = 01. Parfois plusieurs (cellule musculaire). Parfois = 0 (GR mfrs à maturité)

Forme : généralement arrondie. Parfois variable suivant la forme de la cellule : allongée, irrégulière

Position : généralement centrale. Parfois variable suivant la forme de la cellule : basale, périphérique

Rapport nucléoplasmique K : variable.

$$K = \frac{\text{Volume nucléaire}}{\text{Volume cytoplasmique}} \quad \begin{array}{l} k > 1 : \text{cellule jeune} \\ k < 1 : \text{cellule adulte} \end{array}$$

2- Ultra structure et composition chimique :

2-1- Enveloppe nucléaire :

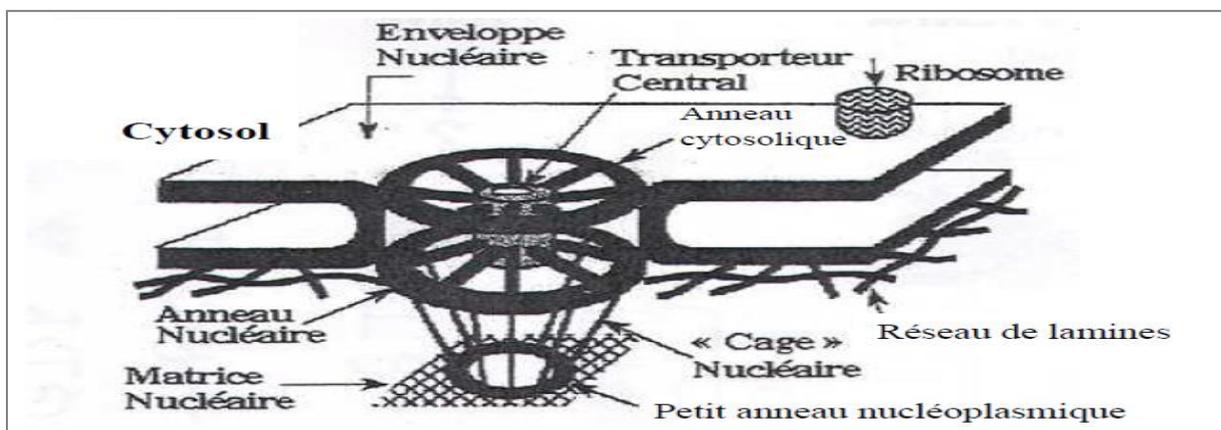


Figure 5 : Enveloppe nucléaire et pore (en perspective) Cau et Seite 1999.

L'enveloppe nucléaire est une double membrane séparant physiquement et métaboliquement le nucléoplasme du reste de la cellule. Cette structure est **discontinue** car parsemée de pores nucléaires.

Pores nucléaires : Ce sont des ouvertures dynamiques assurant le contrôle, les échanges et la communication entre le noyau et le cytoplasme.

L'enveloppe nucléaire est constituée de deux membranes unitaires de 50 à 60 Å chacune séparées par un espace périnucléaire (200 Å) lui-même en communication avec les cavités du Réticulum Endoplasmique Granuleux (REG).

- Mbn. externe : contre le hyaloplasme. Peut porter des ribosomes (=citerne différencier du RE)

- Mbn. interne : contre le nucléoplasme. Ne porte jamais de ribosomes. Accolée à cette mbn., se trouve une couche de matériel protéique dense aux électrons de 150 à 600 Å=la **lamina densa**.

Cette dernière assure la dissolution et le renouvellement de l'enveloppe nucléaire, le maintien des fibres de chromatine, le maintien et la distribution des pores.

Composition chimique : $\approx 30\%$ de lipides et 70% de protéines (richesse liée à la présence de la lame dense et des complexes des pores). Les oses sont orientés vers l'espace périnucléaire.

2-2- Nucléoplasme :

Le nucléoplasme est une phase aqueuse dans laquelle baignent des ions (Na^+ , Mg^{++} , Ca^{++} , K^+ ...), différent ARN (m, r, t et r), des protéines enzymatiques (ADN polymérase, ARN polymérase....) et de structure (histones et non histones provenant du cytosol) et divers produits intermédiaires de la voie de biosynthèse de l'ADN e de l'ARN.

2-3- Chromatine :

Architecture moléculaire et composition chimique :

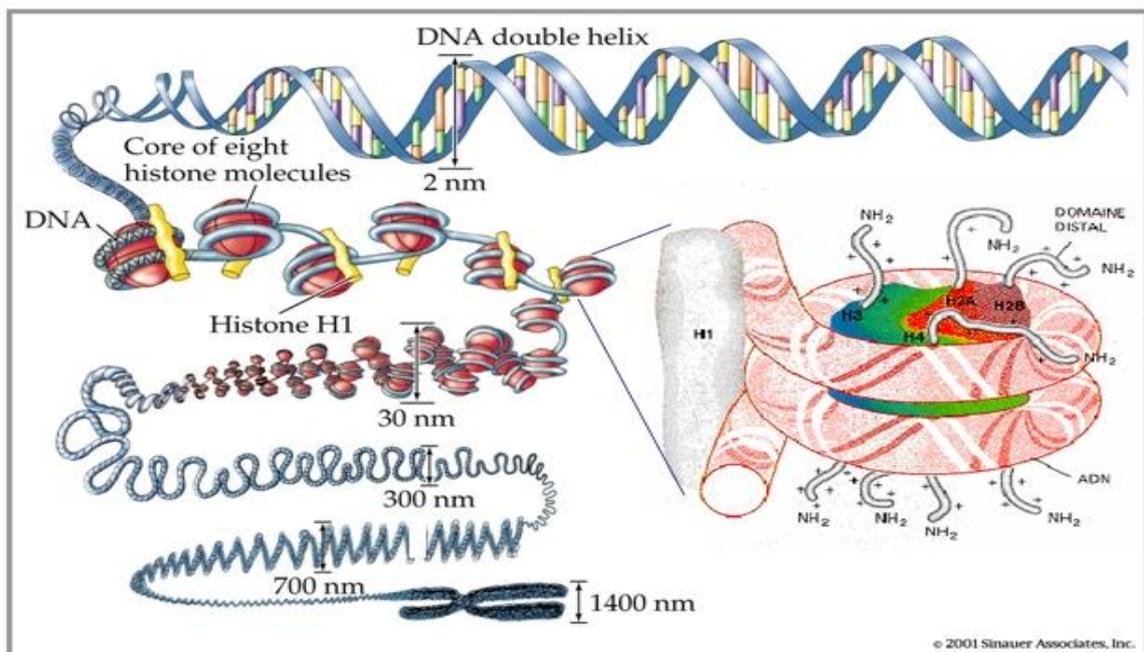


Figure 6 : nucléosome et fibres nucléosomiques A et B (Univ. Laval, 2001 modifié)

* **Euchromatine** : chromatine dispersée ou claire diffuse dans le nucléoplasme. Elle est constituée de Fibre A (= fibre nucléosomique = collier de perles) de 100 Å de diamètre.

Le nucléosome est l'unité de structure. C'est un petit cylindre de 06 nm de diamètre et de 11 nm de longueur composé d'un octamère d'histones (= 2 (H2A + H2B + H3 + H4) et d'ADN.

Les **histones** sont des protéines basiques (riche en Aa chargé +). Ces protéines de structure sont qualifiées de « permanentes » car elles sont retrouvées dans les chromatines de tous les eucaryotes (uni et pluricellulaires), à l'exception des spermatozoïdes, et sont **très conservées au cours de l'évolution**.

Les nucléosomes sont rapprochés et verrouillés par une histone de type H1.

L'organisation de la chromatine en **Fibre A** permet à l'ADN d'être **accessible** aux enzymes de la transcription (chromatine **active**).

* **Hétérochromatine** : chromatine dense et sombre disposée contre la lame dense (périnucléolaire) et autour du nucléole (périnucléolaire). Elle est constituée de **Fibre B** (\approx 250 à 300 Å de diamètre) qui est une condensation de la Fibre A. Cette forme condenser rend l'ADN **inaccessible** (chromatine **inactive**).

Rôles physiologiques :

***En interphase** : Fibre A et B (voir notion cytogénétique)

* **En division** : Disparition du noyau. La chromatine se condense davantage en chromosomes avec un maximum de « spiralisation » en métaphase, d'où la notion de **chromosome métaphasique**.

Description du chromosome métaphasique :

Le chromosome métaphasique présente deux (2) chromatides relié par le centromère.

Centromère=constriction primaire (I^{aire}) : étranglement du chromosome et région de fixation au fuseau mitotique.

Constriction (s) secondaire (s) (II^{aire}) : étranglement (s) différent (s) du centromère et donnant naissance aux télomères.

Parmi elle, citons les organisateurs nucléaires (NOR) qui contiennent les gènes codant pour les ARN ribosomiaux (équivalent du nucléole observé en interphase).

La longueur des chromatides, la position des constriction I aire et II aire sont constantes pour un chromosome donné ; d'où la notion **caryotype**.

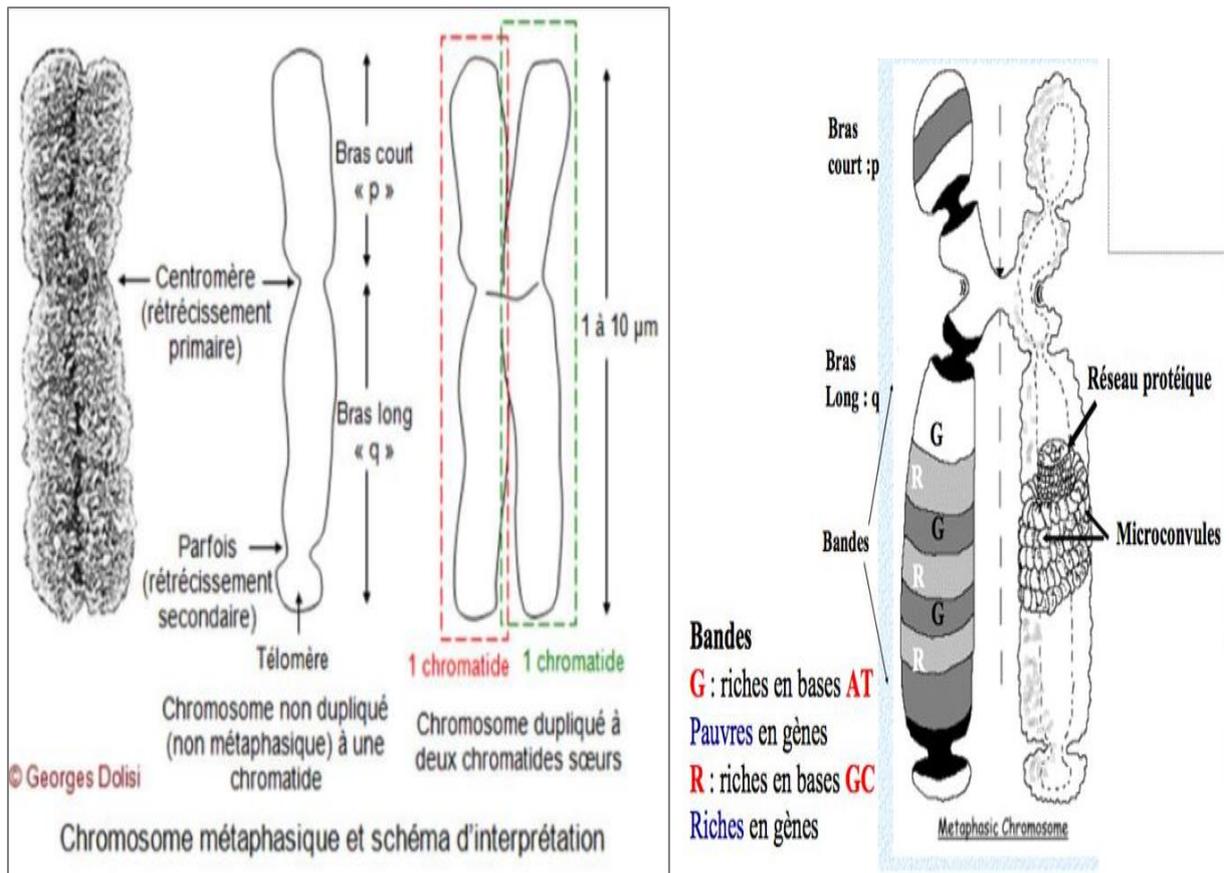


Figure 7 : Chromatides et chromosome

2-4- Nucléole :

Le nucléole est une structure dense, sphérique et toujours en nombre défini dans le noyau interphasique d'un type cellulaire donné (01 à 03). Il est le siège de la biogénèse des ribosomes. Il présente deux zones distinctes :

- Une zone fibrillaire centrale regroupant les NOR (certaines constriction II aire des chromosomes) en activité (= transcription) qui peuvent appartenir à plusieurs chromosomes.
- Une zone granulaire périphérique, siège de la maturation des sous-unités ribosomales.

SYSTEME ENDOMEMBRANAIRE

Le système endomembranaire (SE) correspond à l'ensemble des compartiments intracellulaire délimités par une seule membrane unitaire et qui communiquent, de manière transitoire, entre eux et avec la membrane plasmique par des vésicules.

Le SE est présent dans toutes les cellules eucaryotes mais n'est visible qu'en microscopie électronique. Il comprend l'enveloppe nucléaire, le réticulum endoplasmique, l'appareil de golgi, « les endosomes et les lysosomes » vacuoles dans la cellule végétale.

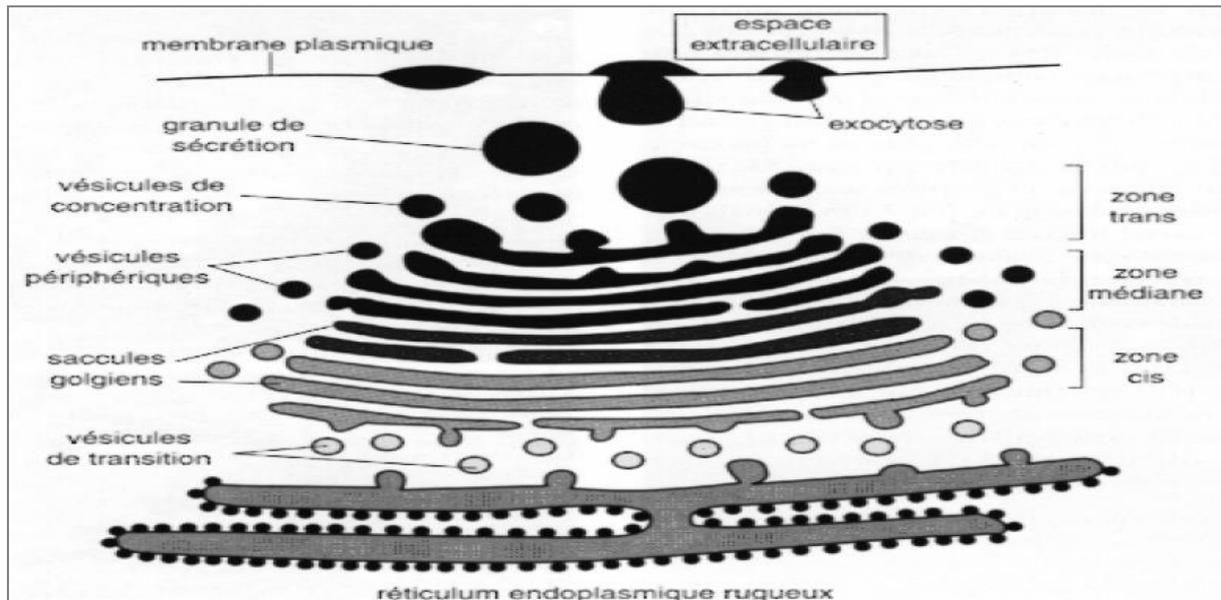


Figure 8 : Système endomembranaire

1- Ultrastructure :

1-1- Réticulum endoplasmique (RE) :

Le RE est un réseau étendu et complexe d'un assemblage de tubules et saccules aplatis. Ce système cavitaire est délimité par une seule membrane unitaire de 60\AA entourant une cavité unique en relation :

- **directe** avec l'enveloppe nucléaire qui n'est autre qu'une citerne spécialisée du RE. Au moment de la division, elle se fragmente en vésicules qui fusionnent avec le RE
- **indirecte** avec l'appareil de golgi via les vésicules de transition (VT).

Le RE apparait sous deux formes pouvant appartenir à une même lame :

- **Le RE Granuleux (REG) ou Rugueux (RER)** → présence de ribosomes sur sa face cytosolique.
- **Le RE lisse (REL)** → absence totale de ribosomes

L'importance relative REG/ REL est liée :

- au type cellulaire considéré : production d'hormones protéiques (REG↑) ou stéroïdes (REL↑)
- à l'état physiologique de la cellule : après stimulation détoxification

La réversibilité REG ↔ REL est la possible (exemple : retour à l'état physiologique initial).

1-2- Appareil de Golgi :

L'appareil de golgi est l'ensemble des dictyosomes. Un dictyosome est un empilement de saccules aplatis, équidistants et entourés par de nombreuses vésicules. Chaque saccules (ou citerne) est délimité par une seule membrane unitaire lisse de 60 à 70Å.

Chaque dictyosome présente toujours une polarité et ce quel que soit le type cellulaire considéré.

- **Citerne Cis** = Face Cis = face d'entrée → vers le RE et alimentées par lui grâce aux vésicules de transition (**VT** : $\varnothing \approx 200\text{Å}$, mbn $\approx 60\text{Å}$).
- **Citerne Trans** = Face Trans = face de sortie → face opposée au RE et en relation avec la mbn. plasmique grâce aux vésicules de sécrétion (**VS** : $\varnothing \approx 400$ à 800Å , mbn $\approx 75\text{Å}$)
- **Citerne médiane** comprise entre les deux.
- Sont aussi décrits :
 - Le **CGN** = Cis Golgi Network = réseau vésiculo-tubulaire entre le RE et la face Cis.
 - Le **TGN** = Trans golgi Network = réseau vésiculo-tubulaire entre la face Trans et les VS.

1-3- Les lysosomes (Lys.) :

Les lysosomes sont présents dans les cellules animales (**vacuole dans la cell. végétale**).

Ce sont des vésicules spécialisées de taille et d'aspect très variables. Ils sont issus de l'appareil de Golgi.

Remarque :

Les plantes et les mycètes possèdent des vacuoles, proche des lysosomes. Ces vacuoles sont sensiblement plus grandes que les lys. Elles occupent habituellement plus d'un tiers du volume total pour les cellules végétales.

1-4- Les endosomes :

Les endosomes constituent un réseau vésiculo-tubulaire très hétérogène sur le plan morphologique. On distingue :

- **Les endosomes précoces** alimentés par le phénomène d'endocytose. Ils sont sous-membranaires. Le pH de la lumière endosomiale est voisin de celui du MEC (≈ 7.4)
- **Les endosomes tardifs** alimentés par le TGN et les endosomes. Ils sont plus profonds. Le pH endosomal est intermédiaire entre celui des endosomes précoces et celui des lysosomes (≈ 6.5).

2- Rôles physiologiques :

2-1- Réticulum endoplasmique :

- Synthèse protéiques et les lipides

Le RE synthétise les protéines (REG) et les lipides (REL) destinés soit à

- La distribution vers d'autres compartiments cellulaires (enzymes lysosomiales ou golgiennes) appartenant à la mbn. plasmique (protéine extrinsèques e MIC)
- L'exportation hors de la cellule (enzymes digestives, hormones protéiques et stéroïdiennes,...)

Les protéines intégrées (partiellement ou totalement) et les lipides (phospholipides) destinés à la formation des mbn (endombn ou mbn plasmique) sont insérés dans la mbn du RE contrairement aux précédents qui flottent dans la lumière.

- **N Glycosylation**

Le RE assure le début de la N Glycosylation de certaines protéines. Il s'agit de l'addition d'un même motif glucidique, quel que soit le type cellulaire, mais toujours fixé sur l'azote (d'où le N) d'une asparagine (Aa). Cette addition est cotraductionnelle.

- **Détoxification**

La détoxification est l'élimination d'une substance toxique exogène (drogues, médicament,...) ou endogène (hème de l'hémoglobine,...) de l'organisme. Ces substances généralement liposolubles sont endues hydrosolubles par le RE des cellules (hydroxylation ou glucuroconjugaison) afin d'assurer une élimination par voie urinaire.

- **Stockage du Ca⁺⁺**

Dans les cellules musculaires, le Ca⁺⁺ est stocké dans le réticulum sarcoplasmique.

2-2- Appareil de Golgi :

L'appareil de Golgi accomplit différentes fonctions en respectant la notion de **transport vectoriel** (TV).

- **Réception du matériel provenant du RE**

Les molécules néosynthétisées dans le RE parviennent aux citernes golgiennes Cis via les VT et le CGN

- **Maturation et étiquetage**

Les citernes golgiennes renferment des enzymes spécifiques à chacune d'elle (Cis, Médianes et Trans). Ces enzymes permettent l'ajout de groupements chimiques (oses et phosphates) sur les protéines ou les lipides selon une programmation et une **chronologie bien définies spécifiques** à chaque molécule ou groupe de molécule. Ces groupements chimiques jouent le rôle d'adresses ou d'étiquettes cellulaires.

Les citernes golgiennes ne sont pas interchangeableables.

Ces modifications assurent ainsi la maturation des molécules tout en procédant à leur étiquetage pour leur destination finale.

- **Tri et concentration des molécules**

La présence des récepteurs spécifiques sur les mbn golgiennes permet d'effectuer :

- Un tri cellulaire = reconnaissance d'un type protéique ou d'un groupe de protéines sur la base de l'adressage cellulaire (Phosphorylation en position 6 de mannose = enzyme lysosomiale)
- Une concentration ou un regroupement des molécules suivant leur étiquetage spécifique.

- **Emballage et expédition**

Quel que soit la destination finale des molécules, elles quittent toujours l'appareil de golgi enfermées dans des vésicules (lysosomes, vésicules de sécrétion).

- **Renouvellement de la membrane plasmique**

Le renouvellement des différentes molécules de la membrane plasmique est assuré par le phénomène d'exocytose qui permet de compenser celui de l'endocytose.

2-3- Les lysosomes (vacuole dans la cellule végétale)

Bien que de morphologie très hétérogène, les lysosomes sont caractérisés par la présence d'hydrolases acides.

* **Hydrolases** : enzymes capables de dégrader des biomolécules spécifiques (protéases, lipases, nucléases,.....)

* **Acides** : ces enzymes ne peuvent être fonctionnelles que si le pH intra-lysosomal est acide (≈ 5).

L'origine des matériaux biologiques à dégrader est très variable :

- Exogène : produits de l'endocytose ou de la phagocytose
- Endogène : petites molécules, organites défectueux, vésicules de sécrétion en excès

Le lieu de la dégradation peut être :

- Intracellulaire : cas général permettant le recyclage des éléments simple obtenus.
- Extracellulaire : plus rare mais indispensable pour le remodelage tissulaire.

2-4- Les endosomes : le réseau endosomal sert de vecteur entre le MEC et le compartiment lysosomal. Il achemine les éléments à décomposer mais permet aussi le recyclage des molécules membranaires (molécules de base et récepteurs).

ORGANITE SEMI-AUTONOMES

A- LA MITOCHONDRIE

I- Caractère généraux :

Les mitochondries (mtc) sont présentes dans **toutes** les cellules **aérobies animales et végétales**. Leur principale fonction est de générer le carburant universel de la cellule : l'Adénosine Tri Phosphate (ATP) à partir de la transformation de l'énergie contenue dans diverses molécules biologiques.

Forme : généralement en bâtonnet. Parfois arrondie.

Taille : 0.25 à 01 μ avec parfois un maximum à 07 μ .

Nombre : quelques-unes dans les levures. Plus de 1500 dans l'hépatocyte.

Répartition : uniforme en général. Parfois spécifiquement réparties \longrightarrow associations fonctionnelles.

II- Ultrastructure et composition chimique :

La mitochondrie :

* est délimitée par 2 mbn. unitaires de 60 \AA chacune, de composition chimique et de fonctions différentes.

- **Membrane externe** : 40% de lipides et 60% de protéines. Cette membrane est lisse et relativement perméable.
- **Membrane interne** : 20% de lipides et 80% de protéines. Cette membrane est plissée par des crêtes mitochondriales dont le nombre et la surface varient en fonction de la cellule considérée et de son état physiologique. Ces crêtes portent sur leur face matricielle des particules sphériques de nature protéique de 90 \AA de diamètre : les **ATPosomes ou ATPsynthase**.

La membrane interne est très imperméable d'où sa richesse en perméases (% élevé en protéines)

- **Espace intermembranaire (EIM)** : espace clair d'environ 100 \AA , compris entre les 02 membranes et dans les plissements.

Remarque

Ces 02 membranes présentent des **zones d'accolement transitoires** au niveau desquelles se déroulent les échanges cytosol / matrice mitochondriale (passage des protéines mitochondriales (mtciale) synthétisées dans le cytosol).

* Présente une **matrice** mitochondriales finement granulaire contenant une substance fondamentale aqueuse dans laquelle baignent :

- un ADN circulaire et divers ARN
- des ribosomes = mitoribosomes plus petits ($\text{\O} = 150\text{\AA}$) que les ribosomes cytosoliques.
- des granules denses ($\text{\O} = 250$ à 500\AA). Ce sont des réserves de Ca^{++} ou Mg^{++}
- différentes molécules (oses, acides aminés, protéines, lipides....) dont les éléments du cycle de Krebs.

III- Rôles physiologiques :

A la compartimentation morphologique correspond une compartimentation fonctionnelle.

1- Respiration cellulaire :

Elle représente une des principales fonctions de la mtc. Elle se déroule en 03 étapes.

* **Formation d'Acétyl Coenzyme A** dans la matrice à partir :

- Du pyruvate issu → de la glycolyse = dégradation du glucose (cytosolique).
→ de la dégradation de certains acides aminés (cytosolique).
- De la dégradation des acides gras (= β oxydation) à petites chaînes (matrice).

* **Oxydation de l'Acétyl Co A** dans le cycle de Krebs. Pour un Acétyl Co A qui entre dans le cycle, il y a formation de CO_2 , H_2O , 1 GTP, 3NADH, H^+ et 1FADH₂.

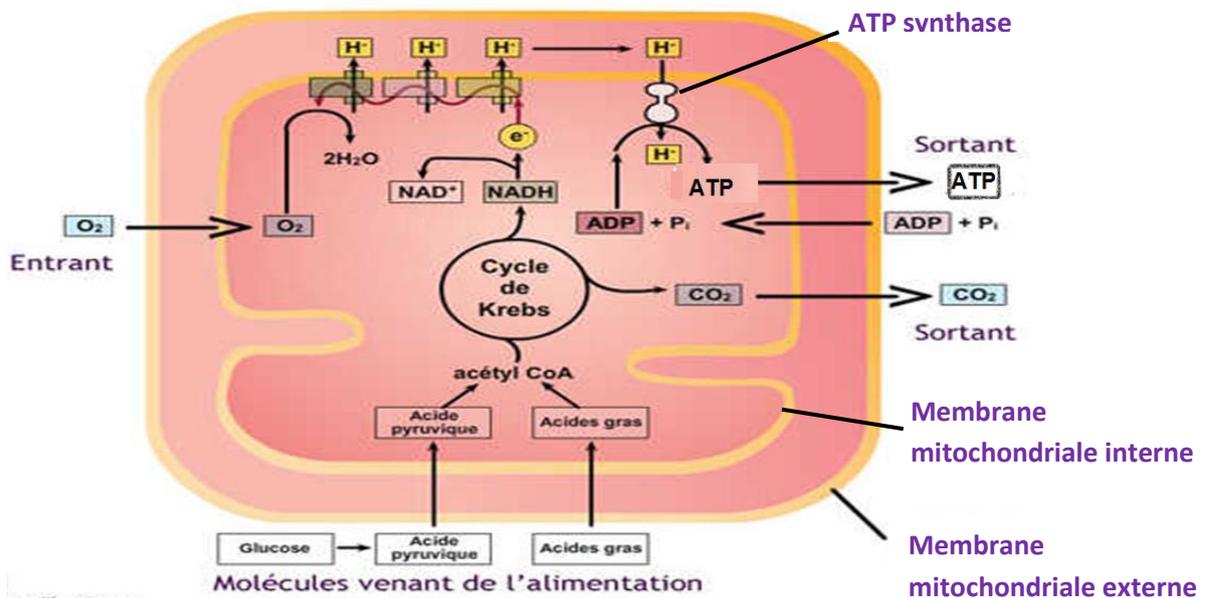


Figure 9 : Respiration cellulaire

* **Phosphorylation oxydative** dans la membrane interne et plus précisément au niveau de la chaîne respiratoire. Cette dernière est constituée de 04 complexes enzymatiques et de l'ATP-synthase.

Les électrons riches en énergie en perdent à chaque étape de transfert. L'énergie libérée par les électrons est utilisée par les complexes, I, III et IV pour transférer les H^+ de la matrice vers l'EIM où ils s'accumulent.

Il y a alors création → d'un gradient chimique : $\uparrow\uparrow\uparrow$ $[\text{H}^+]$ dans l'EIM

→ d'un gradient électrique : $\uparrow\uparrow\uparrow$ des charges positives dans l'EIM

On parle alors du gradient électrochimique.

La membrane interne de la mitochondrie (mtc) étant très imperméable, le retour des H⁺ dans la matrice ne peut se faire qu'à travers le canal à H⁺ des ATP-syntases. L'énergie libérée par le passage de 03 H⁺ est utilisée par la sphère matricielle pour phosphoryler l'adénosyl diphosphate (ADP) en adénosyl triphosphate (ATP).

Le complexe IV, dernier accepteur d'électron, produit de l'eau à partir de l'O₂ qui pénètre par simple diffusion dans la matrice.

Le CO₂ et l'eau, produit dans le cycle de Krebs, quittent la matrice de manière passive pour le cytosol.

Bilan :

Pour 01 acétyl CoA entrant dans le cycle de Krebs :

3 NADH.H⁺ (3x3ATP = 9) + 1 FADH² (1x2 ATP = 2) + 1GTP (1x1ATP) → + 12 ATP

Pour un glucose.....2 pyruvates.....2 acétyl CoA → + 24 ATP

Glycosyle

.....dépense et production de la glycosyle
et transport des pyruvates

→ + 12 ATP

Σ = 36 ATP

2- Autres fonction :

- Production des précurseurs pour la biosynthèse d'acide aminés
- Synthèse de protéines mtciales (5à 10% dont les cytochromes et l'ATP-synthase)
- Synthèse d'hormones stéroïdes dans certaines cellules spécialisées.
- Rôle dans l'apoptose et la nécrose
- Stockage du Ca⁺⁺
- ...

IV- Origine et biogenèse :

La mtc possède son propre ADN d'où l'appellation d'organite semi autonome. Il lui confère une relative autonomie par rapport au génome nucléaire. De ce fait, les mtc proviennent de la bipartition de mtc préexistantes. Ce phénomène est indépendant de la division cellulaire mais reste toutefois sous contrôle du génome nucléaire.

B- CHLOROPLASTE (abs dans la cellule animale)

A la différence des mitochondries :

- qui décomposent les sucres pour produire l'ATP, les chloro captent l'énergie lumineuse et l'utilisent pour la synthèse de sucres. Ce processus est la photosynthèse.
- présentes dans toutes les cellules eucaryotes, les chloroplastes (chloro) ne le sont que Dans les cellules de type « végétal » ou cellules photosynthétiques.

I- Caractères généraux :

Forme : sphérique ou lenticulaire

Taille : 03 à 10 μ de longueur et 1 à 3 μ de largeur

Nombre : variable de 1 à 2 pour les algues. Au-delà de 100 pour les plantes supérieures.

II- Ultrastructure et composition chimique

Les chloroplastes sont caractérisés par une double membrane extérieure (l'enveloppe) et un troisième système membranaire à l'intérieur du stroma : les thylakoïdes.

*Enveloppe :

- C'est une double membrane unitaire de 60Å chacune, séparées par un espace intermembranaire (EIM) de 100 Å.
- Les membranes sont composées de 60% de lipides (essentiellement galactolipides) et de 40% de protéines.
- La membrane **externe** est **perméable** aux petites molécules chargées ou non.
- La membrane **interne** est plus **sélective**. Elle n'est perméable qu'aux petites molécules non chargées. La présence de nombreuses perméases assure le transport sélectif des autres molécules.

*Thylakoïdes :

Les thylakoïdes sont des saccules aplatis et clos, disposés selon le grand axe du chloroplaste. Il existe :

- Les thylakoïdes granaires : saccules aplatis, de 0.3 à 0.6 μ d'épaisseur, délimités par une membrane unitaire (60Å) et empilés les uns sur les autres. 6 à 10 thylakoïdes forment le granum.
- Les thylakoïdes du stroma : saccules non empilés qui forment un réseau entre eux et qui communiquent avec les thylakoïdes granaires.

La face stromatique des thylakoïdes porte des sphères de nature protéique de 90 Å de diamètre : les ATPosomes ou ATP-synthases. Les zones d'accolement entre les membranes des thylakoïdes en sont dépourvues.

Les thylakoïdes sont composés de **lipides**, de **pigments essentiellement chlorophylliens** et de **protéines** pouvant être subdivisées en :

- Protéines associées aux chlorophylles (photosystèmes I et II =PS I et II)
- Constituants de la chaîne photosynthétique représentés par les transporteurs d'électrons cytochromes, protéines fer-soufre...)
- ATP-synthase formée d'une base hydrophobe intégrée dans la membrane = canal à H⁺ d'une partie sphérique (90Å) baignant dans le stroma : ATPase.

*Stroma :

Le stroma est une phase aqueuse dans laquelle baignent :

- Un ADN chloroplastique circulaire et divers ARN
- Des plastoribosomes plus petits que les ribosomes cytosoliques.
- Des plastoglobules lipidiques et des grains d'amidon
- Différentes molécules (oses, protéines, ions.....) dont les éléments du cycle de Calvin.

III- Rôles physiologiques :

Les chloroplastes assurent la production d'acides aminés et de certaines chloroplastiques. La principale fonction reste la photosynthèse.

La photosynthèse se déroule en deux étapes

1- Réaction de la phase lumineuse

Elles se déroulent dans la membrane des thylakoïdes et en présence de la lumière.

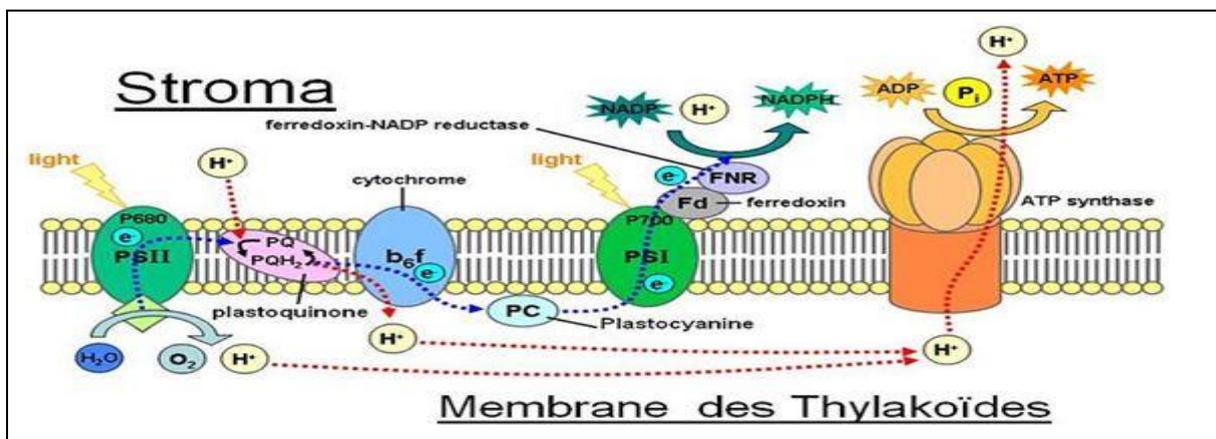


Figure 10 : chaîne photosynthétique (wikiversity.org).

Le PS II convertit l'énergie lumineuse en énergie d'oxydo-réduction. Cette dernière permet de décomposer l'eau.

Les 4 électrons arrachés à l'eau par le PS II sont transportés par la chaîne de transporteurs d'électrons :



La plastoquinone (PQ) est un transporteur de H_2 ($\text{H}^+ + \text{e}^-$). Il y aura à ce niveau passage de 2H^+ du stroma aux Cytochrome f et b_6 qui les libéreront dans le milieu intrathylakoïde.

A ce stade, le potentiel réducteur des électrons est très bas ; d'où l'intervention du PS I qui va utiliser l'énergie lumineuse pour l'augmenter ($0\text{mV} \rightarrow -100 \text{mV}$). Les électrons transitent alors par différents réducteurs d'électrons (protéines Fer-soufre, Fd) puis réduisent le NADP^+ en NADPH_2 grâce à la NADP réductase. Les H^+ proviennent du stroma.

→ Création d'un gradient électrochimique

Le retour des H^+ dans le stroma par les ATPosomes dans le sens du gradient électrochimique permet la phosphorylation de l'ADP en ATP. 3H^+ sont nécessaires pour la production d'un ATP.

→ Photophosphorylation.

2- Réaction de la phase obscure :

Ces réactions se déroulent dans le stroma et ne nécessitent pas la présence de lumière (jours + nuit). Ce sont des réactions purement enzymatiques. En résumé :

- Le NADPH₂ et l'ATP produits au cours de la phosphorylation seront utilisés pour incorporer le CO₂ atmosphérique dans le cycle de Calvin via le ribulose 1-5 diphosphate.
- Du glycéraldéhyde 3 P (GAP), molécule en C₃ ou son isomère produits.

NADPH ₂	→	donneur H ⁺
ATP	→	donneur d'énergie
CO ₂ atmosphérique	→	donneur de carbone et d'oxygène
ribulose 1-5 diphosphate	→	Accepteur de carbone.

IV- Origine :

Comme pour les mtc, les chloro possèdent leur propre ADN d'où l'appellation d'organite semi autonome. Il lui confère une relative autonomie par rapport au génome nucléaire. De ce fait, ils proviennent aussi de la bipartition de chloro préexistantes. Ce phénomène est indépendant de la division cellulaire mais reste toutefois sous contrôle du génome nucléaire.

C- THEORIE ENDOSYMBIOTIQUE :

Les structuro-fonctionnelles entre les organites semi-autonomes (mitochondries et chloroplastes) et la cellule procaryote ne sont plus à démontrer. Citons :

- ADN
- Constante de sédimentation des ribosomes
- Composition chimique et perméabilité des membranes internes
- Réaction similaires aux inhibiteurs de la synthèse protéique
- Mode de multiplication par bipartition
-

Ces similitudes et leur relative autonomie (propres synthèses, division indépendante de la cellule,...) ont amené la communauté scientifique à émettre la théorie endosymbiotique.

« Les mitochondries et chloroplastes seraient sans doute des procaryotes vivant librement qui auraient été englobés par d'autres cellules dans une association mutuelle bénéfique ».

Il y a 3,5 milliards d'années, les procaryotes primitifs étaient capables de décomposer les sucres en absence d'oxygène ; l'atmosphère en était dépourvue.

Au cours de l'évolution, certains procaryotes ont développé la capacité d'utiliser l'énergie de la lumière solaire pour produire des composés organiques à partir du CO₂ et de l'eau → la photosynthèse. L'O₂ ainsi produit a progressivement modifié l'atmosphère de la terre.

Comme l'oxygène s'accumulait dans l'atmosphère primitive les réactions des procaryotes ont été différentes :

- Disparition du fait de la toxicité de l'oxygène.
- Enfouissement pour fuir l'environnement aérobie.
- Aucune modification dans le métabolisme en se maintenant dans l'environnement aérobie.
- Adaptation par des mécanismes permettant d'utiliser l'oxygène pour décomposer les sucres et libérer de l'énergie ; atouts significatifs par rapport aux procaryotes primitifs.

A ce tournant de l'évolution, il y a environ 2 milliards d'années, un « eucaryote » unicellulaire primitif a dû englober un plus petit procaryote sachant utiliser l'oxygène et a su tirer profit de cette symbiose. Les procaryotes capturés sont les mitochondries que nous retrouvons maintenant dans les cellules eucaryotes.

De même, les ancêtres des chloroplastes seraient probablement des cyanobactéries (eubactéries) primitives qui auraient évolué en acquérant les facultés photosynthétiques que nous connaissons aujourd'hui.

Principales spécialisations de la cellule végétale

En plus des principaux éléments décrits pour la cellule eucaryote en générale (membrane plasmique, noyau, système endomembranaire, mitochondries) la cellule « végétale » présente des éléments qui lui sont spécifiques. Certaines ont déjà été abordés précédemment (vacuole et chloroplaste).

I- La paroi :

La paroi est une structure semi-rigide appliquée étroitement sur la surface externe de la membrane plasmique des cellules « végétales ».

***Rôle :** maintient et détermine la forme de la cellule. Limite le volume cellulaire régule les échanges cellulaires (perméabilité) et la croissance cellulaire. Antigénicité.

***Composition chimique :** à l'exception de certains champignons, la paroi est composée :

- **Principalement de cellulose :** chaîne linéaire de glucose liés en B1-4. « n » varie de 500 à 15 000. 60 à 70 chaînes parallèles forment des microfibrilles de cellulose.
- **Secondairement :**
 - **d'hémicellulose :** chaîne d'oses hétérogènes ramifiées reliant les microfibrilles de cellulose.
 - **de pectine :** polysaccharides hétérogènes, ramifiées avec parfois plusieurs acides galacturoniques (charges négatives augmentées = fixateurs de Ca^{++} → molécule très hydratée).
 - **de glycoprotéine :** protéines glycosylées spécifiques des parois I^{aire}.

*Organisation :

Paroi primaire : de 1 à 3 μ d'épaisseur, elle se forme en premier. Elle est :

- riche en hémicellulose et pectine → très hydratée (90% de son poids)
- pauvre en cellulose.

→ **Unique paroi des cellules jeunes et en croissance car elle présente une certaine plasticité.**

Paroi secondaire : elle n'apparaît qu'une fois la croissance achevée. Elle est riche en cellulose donc peu hydratée (20% de son poids).

→ **Principal support mécanique de la cellule végétale de part sa rigidité.**

Remarque :

Elle est absente dans les tissus jeunes et chez certaines espèces.

Lamelle moyenne : ciment intercellulaire composé uniquement de composés pectiques.

* **Modifications chimiques de la paroi (principales) :**

Les modifications de la paroi cellulaire sont spécifiques à une fonction cellulaire donnée.

-**Lignification** : imprégnation par la lignine : polymère de polyphénols très insoluble. Elle augmente la rigidité et l'hydrophobicité. Les cellules gagnent en dureté ce qu'elles perdent en élasticité → rôle de soutien (bois des végétaux supérieurs).

-**Subérification** : accumulation de couches de subérine (haut polymère d'esters d'acides gras) alternant avec des couches de cires → rôle protecteur (liège).

-**Cutinisation et cérification** : addition de cutine et de cire (nature lipidique) → résistance à la dessiccation.

-**Minéralisation** : imprégnation par diverses substances minérales → durcissement de la paroi cellulaire

-silice : silification (orties, graminées, diatomées....)

-calcaire : calcification (concombre, courgettes, algues rouges....).

-**Gélification** : hydratation maximale des composés pectiques de la lamelle moyenne suite à une hydrolyse de la pectine ; il y a formation de méats,... (maturation des fruits).

Certaines de ces modifications entraînent la mort de la cellule tout en lui conférant un rôle spécifique car même si la cellule n'est plus, la paroi demeure.

II- Les plastes :

Il existe plusieurs types de plastes qui diffèrent par leur ultrastructure et leur fonction.

- **Chloroplastes** : siège de la photosynthèse (Cf. cours organites semi-autonomes).

- **Chromoplastes** : contiennent divers pigments dominants autres que les chlorophylles ; fleurs, fruits, certaines feuilles et même parfois les racines (carottes).

- **Leucoplastes** : localisés dans les cellules de tissus non chlorophylliens (racines). Ils sont caractérisés par l'absence de pigments mais aussi par leur contenu : protéoplastes, oléoplastes, amyloplast.

III- La vacuole :

L'apparition de grandes vacuoles annonce l'initiation de la différenciation cellulaire avec généralement la perte de la capacité de division.

Elle résulte de la fusion de vésicules golgiennes en une vacuole unique et de grande taille ou en plusieurs vacuoles de taille et de fonction pouvant être différentes → Origine = SE.

La vacuole est délimitée par une membrane unitaire unique pourvue de nombreuses perméases. Cette membrane repousse le cytoplasme vers la périphérie de la cellule au fur et à mesure que la vacuole augmente de volume.

Le contenu de la vacuole ou suc vacuolaire est une solution aqueuse contenant :

- des enzymes de différentes natures (hydrolyse, détoxification,...)
- des réserves glucidiques, lipidiques, protéiques et même sodiques (Na^+)
- des molécules spécifiques :
 - alcaloïdes : morphine et codéine (pavot), nicotine (tabac) caféine (caféier),.....
 - substances amères, toxiques ou cristallines (protection contre les herbivores)
 - substances attirant les insectes (pollinisation)
 - concentration de pigments.

Rôle (s) :

- apparenté à celui des lysosomes des cellules animales (\exists de nombreuses hydrolases)
- élimination et stockage de substances toxiques (détoxification de la cellule végétale)
- turgescence et rigidité à la cellule \rightarrow soutient (\approx **port dressé ou érigé**) des plantes non ligneuses (plantes inférieures) et des algues.

Remarque :

Contrairement aux vacuoles rencontrées chez certains protozoaires, les vacuoles des cellules végétales ne sont ni contractiles ni pulsatiles.