

Le cytosquelette, squelette interne de la cellule

Le cytosol de toutes les cellules eucaryotes est parcouru d'un réseau de fibres protéiques qui assurent la forme de la cellule et y ancrent les organites en des sites définis. Ce réseau, appelé **cytosquelette**, est un système dynamique, s'assemblant et se désassemblant constamment. Chacune des fibres du cytosquelette se construit par **polymérisation**, des sous-unités protéiques identiques s'attirant mutuellement et s'assemblant spontanément en longues chaînes. C'est de la même manière que ces fibres se dissocient, leurs sous-unités se libérant les unes après les autres d'une des extrémités de la chaîne.

Le cytosquelette peut comporter trois types de fibres différant entre elles par leurs sous-unités constitutives :

1. Microfilaments. Les microfilaments sont de longues fibres d'un diamètre d'environ 7 nanomètres; ils sont composés de deux chaînes protéiques entrelacées lâchement comme deux cordons de perles (figure 5.24), chaque perle étant constituée d'une protéine globulaire, l'**actine**. C'est spontanément que les molécules d'actine s'associent en microfilaments, même *in vitro*.

La vitesse de polymérisation des molécules d'actine est régulée par d'autres protéines qui fonctionnent comme des commutateurs, enclenchant le processus de polymérisation au moment approprié. Les microfilaments sont responsables de mouvements cellulaires tels que contraction,

reptation, étranglement lors de la division des cellules ou formation de pseudopodes.

2. Microtubules. Les microtubules sont des tubes creux d'un diamètre d'environ 25 nanomètres, formés de 13 protofilaments protéiques disposés en couronne (voir figure 5.24). Chaque protofilament est formé par la polymérisation de dimères de protéines globulaires constitués d' α et de β tubuline. Les protofilaments sont disposés côte à côte autour d'un cœur central creux, procurant au microtubule sa forme tubulaire caractéristique. Les microtubules prennent souvent naissance au niveau de centres de nucléation situés dans la région centrale de la cellule, d'où ils irradient vers la périphérie. Ils sont en constant état dynamique de polymérisation et dépolymérisation. La demi-vie moyenne d'un microtubule varie de 20 secondes à 10 minutes dans une cellule animale selon qu'elle est en division ou non. Les extrémités de microtubules proches du centre de nucléation sont désignés «-», celles qui en sont éloignées «+». Outre leur implication dans la facilitation des mouvements cellulaires, les microtubules sont également responsables du mouvement de matériaux au sein même de la cellule. Des protéines motrices spéciales, dont il est question à la page 99, déplacent des organites dans la cellule le long de microtubules. Des protéines, les *kinésines*, transportent les organites vers les extrémités «+» (vers la périphérie) tandis que les *dyméines* les transportent vers les extrémités «-».

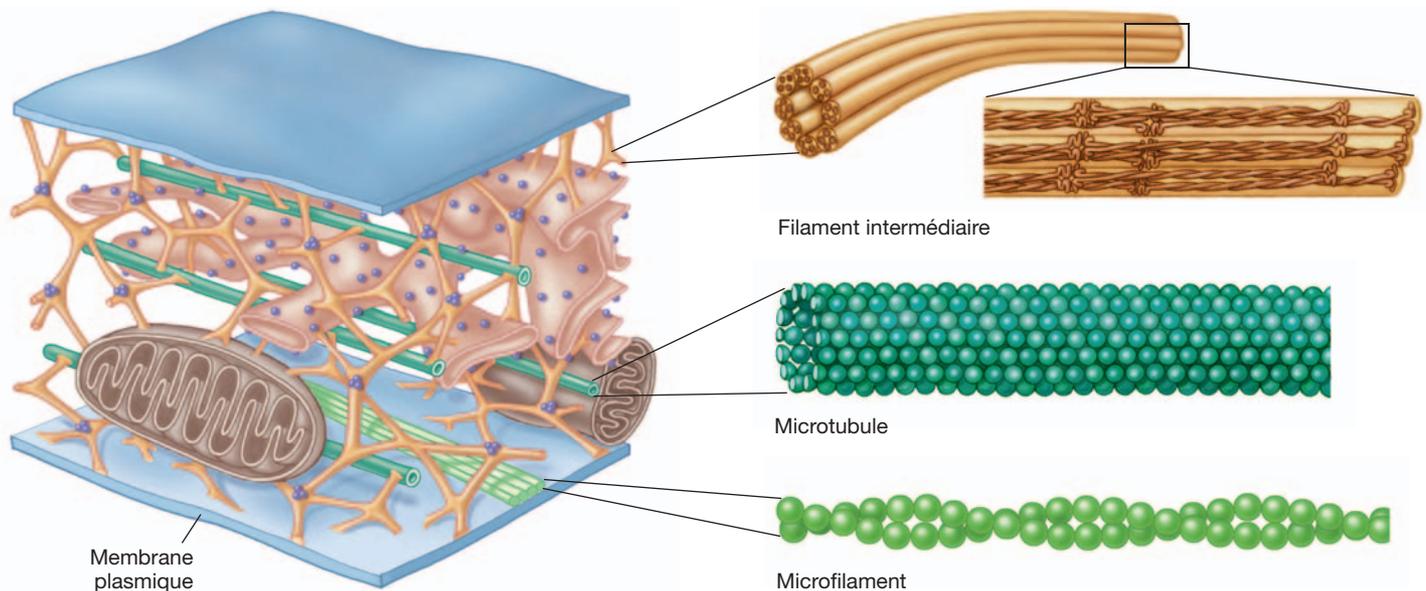


FIGURE 5.24

Les molécules constitutives du cytosquelette. *Microfilaments* : constitués de deux brins torsadés constitués chacun d'un chapelet d'une protéine globulaire, l'actine. On trouve des microfilaments un peu partout dans la cellule mais en particulier sous la membrane plasmique où ils sont regroupés en faisceaux dénommés fibres de tension, qui peuvent avoir une fonction contractile. *Microtubules* : les microtubules sont composés de sous-unités de tubuline, protéines disposées côte à côte pour former un tube. Il s'agit d'éléments relativement rigides du cytosquelette, impliqués dans l'organisation du métabolisme, le transport intracellulaire et la stabilisation de la structure cellulaire. *Filaments intermédiaires* : les filaments intermédiaires sont composés de tétramères imbriqués et décalés de protéines. Cette disposition confère une force mécanique énorme à la cellule.

3. Filaments intermédiaires. Les composants les plus stables du cytosquelette des cellules animales sont constitués de protéines fibreuses résistantes, entrelacées selon un système d'imbrication particulier (voir figure 5.24). Les structures qu'elles constituent ont un diamètre de 8 à 10 nanomètres, situé entre celui des microfilaments et celui des microtubules, d'où leur dénomination de filaments intermédiaires. Une fois constitués les filaments intermédiaires sont stables et ne se dissocient pas. Les filaments intermédiaires constituent un groupe hétérogène de fibres du cytosquelette. Le type le plus commun, composé de sous-unités protéiques appelées *vimentine*, procure la stabilité structurale à de nombreuses cellules. La *kératine*, une autre classe de filaments intermédiaires, se trouve dans les cellules épithéliales (cellules bordant les organes et les cavités de l'organisme) ainsi que dans des structures qui y sont associées, tels les cheveux et les ongles. Les filaments intermédiaires des cellules nerveuses sont appelés *neurofilaments*.

Les centrioles, centres d'assemblage des microtubules

Les **centrioles** sont des organites cylindriques présents dans les cellules des animaux et de la plupart des protistes. Ils se présentent en paires, généralement disposés à angle droit l'un vis-à-vis de l'autre, à proximité du noyau (figure 5.25) et, dans les cellules animales, sont le plus souvent entourés d'un halo appelé **centrosome**. Les centrioles participent à l'assemblage des microtubules. Les cellules des plantes et des champignons n'ont pas de centriole et les biologistes restent en quête de leurs centres d'organisation des microtubules.

Le déplacement de matériel au sein de la cellule

Diverses activités de la cellule sont orchestrées par les microfilaments et les microtubules. Au cours de la reproduction des cellules par exemple (voir chapitre 11), c'est le raccourcissement, par dépolymérisation des microtubules fixés à chacun des chromosomes, qui assure la migration de ceux-ci vers les pôles de la cellule en voie de division. Dans les cellules animales, cette migration est suivie d'un étranglement de la cellule au niveau de son équateur par resserrement d'une ceinture de microfilaments comme les cordons d'une bourse. Les cellules musculaires utilisent également des microfilaments, pour contracter leur cytosquelette. Le battement d'un cil, le vol d'un aigle, la reptation d'un bébé, tous ces mouvements dépendent du cytosquelette au sein des cellules musculaires.

Responsable de la forme et du mouvement des cellules, le cytosquelette constitue en outre une sorte d'échafaudage qui positionne diverses enzymes et autres macromolécules en des régions particulières du cytoplasme. C'est ainsi que de nombreuses enzymes sont fixées à des microfilaments; il en est de même des ribosomes. En déplaçant et en positionnant spécifiquement des enzymes les unes par rapport aux autres le cytosquelette contribue donc, de même que le réticulum endoplasmique, à l'organisation des activités de la cellule.

Moteurs moléculaires intracellulaires. Toutes les cellules eucaryotes doivent déplacer divers matériaux au sein de leur cytoplasme. La plupart d'entre elles utilisent le système de

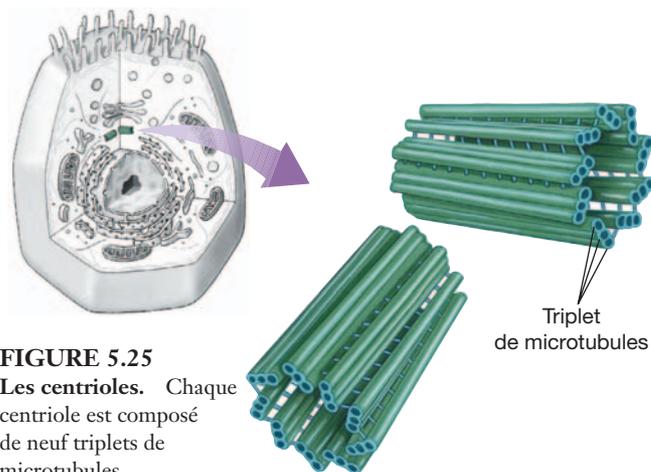
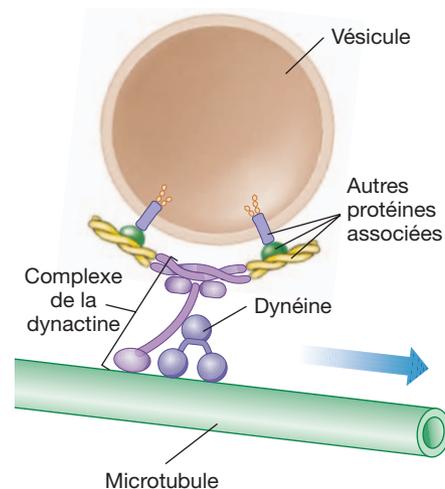


FIGURE 5.25
Les centrioles. Chaque centriole est composé de neuf triplets de microtubules.

membranes internes comme principale voie de transport; l'appareil de Golgi empaquette des matériaux dans des vésicules qui migrent jusqu'aux confins de la cellule. Cette voie n'est cependant efficace que sur de courtes distances. Lorsque des matériaux doivent parcourir de longues distances, par exemple dans un axone de cellule nerveuse, le transport y est trop lent et des « trains à grande vitesse » ont été développés dans ces cas; ils circulent le long de microtubules.

Quatre composants sont requis à ce effet: (1) un organite à transporter, (2) une molécule motrice qui assure l'apport en énergie nécessaire au déplacement, (3) une molécule connectant la vésicule à la molécule motrice et (4) des microtubules sur lesquels la vésicule glisse comme un train sur ses rails (figure 5.26). C'est ainsi par exemple que la kinectine – une protéine des membranes du RE – fixe les vésicules de celui-ci à une protéine motrice dénommée **kinésine**. Comme un minuscule moteur, cette protéine entraîne la vésicule de transport le long des microtubules en direction de la périphérie de la cellule. L'énergie nécessaire à la kinésine est fournie par l'ATP. C'est un autre jeu de protéines, le complexe de la dynactine, qui assure le transport dans la direction opposée, la protéine motrice étant ici la **dynéine** (voir figure 5.26) (la dynéine est également impliquée

FIGURE 5.26
Moteurs moléculaires. Le transport de vésicules dans la cellule se fait à l'intervention de molécules de connexion telles que le complexe de dynactine montré ici; celles-ci fixent la vésicule à une molécule motrice, telle que la dynéine, qui se déplace le long de microtubules.



dans le mouvement des flagelles d'eucaryotes, décrit plus loin). La nature de la protéine de fixation contenue dans la membrane de la vésicule détermine donc la destination de cette dernière (et son contenu).

Déplacements des cellules

Pratiquement tous les mouvements cellulaires sont dépendants du mouvement de microfilaments, de microtubules ou des deux à la fois. Les filaments intermédiaires quant à eux fonctionnent comme des tendons intracellulaires, empêchant un étirement excessif de la cellule alors que les microfilaments jouent un rôle majeur dans la détermination de la forme de la cellule. Puisque les microfilaments peuvent s'assembler et se dissocier facilement, ils permettent à certaines cellules de changer rapidement de forme.

Certaines cellules rampent. La disposition des microfilaments au sein du cytoplasme permet à certaines cellules de «rampent» *littéralement*. Il s'agit d'un phénomène significatif intervenant dans des processus tels que l'inflammation, la coagulation, la cicatrisation ou encore la dissémination de métastases de tumeurs cancéreuses. Les globules blancs du sang en particulier possèdent la capacité de se déplacer par reptation. Produites dans la moelle épinière ces cellules sont déversées dans le système circulatoire, d'où elles peuvent s'échapper au niveau des capillaires jusque dans les divers tissus où elles détruiront des pathogènes.

Dans la région frontale d'une cellule en reptation des molécules d'actine se polymérisent rapidement en microfilaments dont l'allongement force le front de la cellule à progresser vers l'avant. Cette zone est alors stabilisée par une synthèse de microtubules. La progression de l'ensemble de la cellule s'achève lorsque des molécules de myosine disposées le long des microfilaments se contractent, entraînant le contenu cellulaire vers la région frontale nouvellement formée. C'est l'enchaînement continu de ces étapes – extension puis stabilisation de la région frontale, contraction menant le restant de la cellule vers l'avant – qui provoque le déplacement de la cellule dans son ensemble. En surface de la cellule se trouvent des récepteurs qui peuvent détecter des marqueurs situés dans le milieu environnant et stimuler l'extension dans des directions déterminées, permettant à la cellule de se déplacer vers des cibles particulières.

D'autres cellules nagent: les flagelles et les cils. Plus tôt dans le présent chapitre nous avons décrit la structure des flagelles procaryotes. Les eucaryotes possèdent également des flagelles, mais *complètement différents*, consistant en un cercle de neuf paires de microtubules qui entourent deux microtubules centraux. On parle de **structure 9 + 2** (figure 5.27). Les paires de microtubules coulissent les unes sur les autres à l'aide de bras composés de la protéine motrice dynéine, provoquant une ondulation du flagelle plutôt que sa rotation. Un examen approfondi montre que le flagelle est constitué d'une extension du cytoplasme de la cellule vers l'extérieur, délimitée par la membrane plasmique. Les microtubules du flagelle dérivent d'un **corpuscule basal** situé juste à la base du point d'émergence du flagelle. La structure complexe du flagelle a fait son apparition précocement dans l'histoire des eucaryotes. Bien que certains eucaryotes unicellulaires et nombre de cellules d'euca-

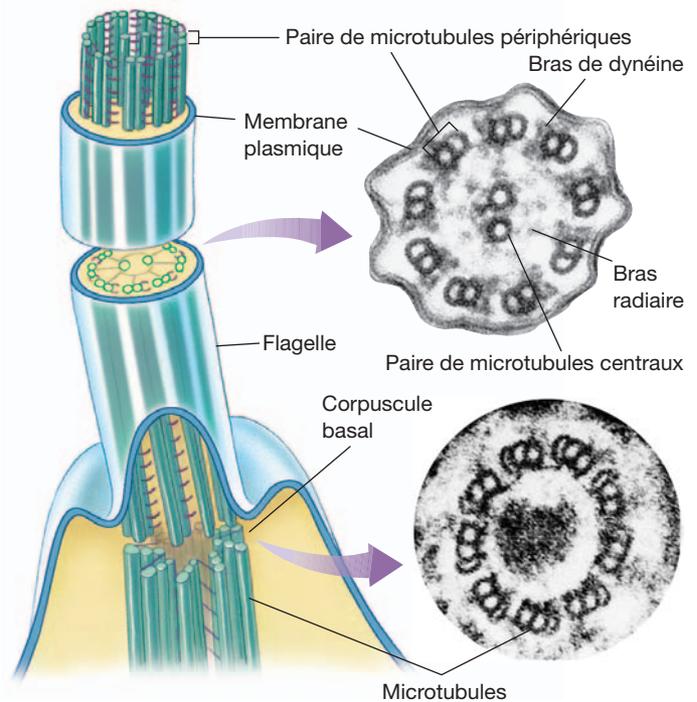


FIGURE 5.27

Flagelles et cils. Un flagelle d'eucaryote provient directement d'un corpuscule basal. Le flagelle possède deux microtubules en son centre, connectés par des bras radiaires à une couronne de neuf paires de microtubules porteurs de bras de dynéine. Le corpuscule basal est formé de neuf triplets de microtubules connectés par de courts segments protéiques. Les cils ont une structure similaire à celle des flagelles mais sont plus courts.

ryotes pluricellulaires soient actuellement dépourvus de flagelles et immobiles, on y retrouve la disposition caractéristique 9 + 2 des microtubules dans les **cils**. Les cils sont de courtes extensions des cellules, souvent disposées en couronnes. Leur nombre par cellule est beaucoup plus élevé que celui des flagelles, dont ils ont cependant la même structure interne. Dans beaucoup d'organismes pluricellulaires les cils exercent des fonctions très éloignées de leur fonction originelle de propulsion de l'organisme dans l'eau. Dans divers tissus de vertébrés par exemple le battement des couronnes de cils provoque un mouvement d'eau en surface du tissu. Les cellules sensorielles de l'oreille des vertébrés possèdent également des cils; c'est leur courbure sous l'influence des ondes sonores qui fournit l'énergie sensorielle initiale de l'audition. La structure 9 + 2 des flagelles et des cils est donc un composant fondamental de la cellule eucaryote.

Les trois fibres principales du cytosquelette sont les microfilaments, les microtubules et les filaments intermédiaires. Ces fibres interagissent pour moduler la forme et permettre le déplacement de la cellule; elles interviennent également dans le transport de matériaux au sein du cytoplasme.
