

CHAPITRE V : ETUDE DES ORGANITES CELLULAIRES

II- LA PAROI PECTOCELLULOSIQUE

INTRODUCTION :

Le cytoplasme est limité par une pellicule riche en protéines et en lipides. C'est la membrane plasmique. Bien au contraire, dans la majorité des cellules végétales leur cytoplasme élabore en plus, une paroi squelettique qui sépare chaque cellule dans une sorte de loge. En plus de cette paroi squelettique, les végétaux possèdent une grande vacuole qui occupe environ 80% du volume cellulaire, cette vacuole est nommée Tonoplaste. Raison pour laquelle, la vacuole est considérée beaucoup plus comme organite propre aux végétaux qu'aux animaux, mais rien empêche que les cellules animales disposent à l'intérieur de leur cytoplasme de plusieurs petites vacuoles.

Une originalité du monde végétal sur le monde animal est la présence d'une paroi cellulaire située au-delà du plasmalemme. Elle assure la rigidité de la cellule sans pour autant empêcher généralement l'eau et les solutés de la traverser pour atteindre le plasmalemme. Elle constitue un compartiment extracytoplasmique appelé **apoplasme**.

Cette paroi cellulaire ou paroi squelettique protège la cellule, prévient une absorption excessive d'eau, assure le maintien et définit la taille et la forme de la cellule végétale. Elle participe à la régulation des relations avec les autres cellules et l'extérieur, de manière passive, au transport, à l'absorption, et à la sécrétion de multiples substances. Elle est essentiellement composée de polymères glucidiques, cellulose et pectine, de protéines pariétales et éventuellement d'autres composées de nature phénolique (lignine, subérine et cutine).

Cette paroi est percée à certains endroits de fins canaux appelés plasmodesmes qui permettent aux cellules de se communiquer directement via leur cytoplasme

Toutes les cellules ont une **paroi primaire**, comprenant quelques microfibrilles de cellulose et une **lamelle moyenne** (dépourvue de cellulose) qui constitue le ciment assurant la jonction entre les cellules d'un tissu et une **paroi secondaire** épaisse. Celle ci est généralement composée de trois couches riches en cellulose orientées différemment : horizontalement en périphérie et verticalement au milieu.

La paroi cellulaire est constituée de glucides (90 % de la masse de matière sèche) et de protéines (10 %). Les glucides sont essentiellement des polysaccharides de trois types.

I-COMPOSITION ET STRUCTURE DE LA PAROI SQUELETTIQUE

La paroi squelettique est typiquement pectocellulosique chez les végétaux supérieurs. Elle est d'épaisseur variable. Elle est très fine chez les cellules juvéniles (jeunes) et très épaisses chez les cellules différenciées (âgées) tel que les cellules du parenchyme, collenchyme, sclérenchyme et les cellules des vaisseaux conducteurs (phloème et xylème).

Elle composée essentiellement de Trois groupes de glucides :

- les pectines
- les hemicelluloses
- la cellulose

➤ La **cellulose** : La cellulose est une macromolécule caractéristique du règne végétal. Elle correspond à un polymère du cellobiose qui n'est autre que le dimère du β -D-glucose

(liaison 1-4), autrement dit la cellulose est un polysaccharide homogène (constitué d'un seul type de monomère). Elle constitue des microfibrilles dont l'ensemble forme une charpente. Les macromolécules prennent une forme de longues chaînes tendues qui s'associent les unes avec les autres par des liaisons hydrogènes pour former des paquets de microfibrilles. La polymérisation libre ainsi des molécules d'eau. La polymérisation enzymatique et l'agrégation par auto-assemblage sont réalisées au niveau d'un complexe enzymatique en forme de **rosette** de cellulose synthase, présent au niveau de la face externe de la membrane plasmique. Ce sont des protéines transmembranaires comptant un millier d'acides aminés, formant un canal dans la membrane plasmique. Dans le cytoplasme une sucrose synthase hydrolyse le saccharose en donnant de l'uridine diphosphate glucose ; cet UDP-glucose se greffe au polymère de β -D-glucose au niveau cytosolique et la chaîne de cellulose est progressivement exportée à travers le canal transmembranaire.

Les propriétés de la cellulose dépendent de la taille du polymère, qui dépend de l'âge de la cellule. En effet plus la cellule vieillit plus le polymère sera important. On distingue les propriétés physiques des propriétés chimiques :

- **Propriétés physiques :**
 - **résistance mécanique** (la résistance d'un fil de cellulose est identique à celle d'un fil de cuivre de même diamètre),
 - **déformable** ce qui confère une certaine souplesse et élasticité à la membrane,
 - **perméabilité** au gaz et à l'eau, grâce à une structure capillaire des microfibrilles.
 - **Propriétés chimiques :**
 - totalement **insoluble** dans la plupart des solvants,
 - molécule **hygrophile** qui absorbe de l'eau sans être soluble,
 - **résistance aux attaques chimiques et enzymatique**,
 - biodégradation liée à la **cellulase**.
- **Pectines :** Les pectines sont des **polysaccharides hétérogènes** qui sont des mélanges de divers polysaccharides acides dont les monomères de bases sont les **galacturonates** qui forment des chaînes assemblées en angle droit par des molécules de **rhamnose**. Le plus fréquent est une chaîne d'acide polygalacturonique portant de courtes chaînes latérales constituées d'autres sucres comme le rhamnose, la galactose ou l'arabinose. Les différentes chaînes de galacturonates sont reliées via les ions Ca^{2+} ou Mg^{2+} formant une structure en feuillet. Ce sont des molécules colloïdales qui ont un rôle de ciment intercellulaire, principalement localisées au niveau de la lamelle moyenne.
- **Hémicelluloses :** Les hémicelluloses (ou **cellulosanes**) sont constituées de polymères d'oses variés : pentoses, hexoses, oses méthylés. sont des polymères hétérogènes à structure linéaire ramifiée qui n'a pas de caractère colloïdale ; ce sont des substances plutôt hydrophile grâce au petit nombre d'oses qui les constituent. Elles sont facilement dégradées par biodégradation via les hémicellulases et peuvent constituer des formes de réserve. Ce sont des substances matricielles qui servent de liaison entre les microfibrilles de cellulose.

Les hémicelluloses sont de différents types suivant s'ils rentrent dans la constitution des membranes primaire ou secondaire et selon le type de plantes considérées. Au niveau de la membrane primaire on trouve les **xyloglucanes** qui jouent un rôle de cohésion entre la cellulose et les constituants ramifiés de la paroi, et au niveau de la paroi secondaire on trouve les **xylanes** et les **glucomannanes**.

Elle est composée également de protéines qui sont des composés constants. Les protéines de la paroi cellulaire sont des glycoprotéines synthétisées dans l'appareil de Golgi. Il s'agit de chaînes polypeptidiques, portant des chaînes glucidiques latérales. Elle renferme également des composés phénoliques tel que la cutine, subérine et lignine.

2- Structure de la paroi squelettique :

La paroi végétale est une structure qui évolue en fonction de l'âge des tissus végétaux. On considère donc une étape de paroi dite primaire (jeune) et une étape de paroi secondaire (âgée).

Elle comporte plusieurs parties mises en place successivement.

La lamelle moyenne est une cloison primitive qui s'édifie et sépare les deux cellules filles après la mitose. De chaque côté de la lamelle moyenne, chaque cellule fille en croissance va élaborer sa propre paroi.

La paroi primaire extensible possède une épaisseur de 1 à 3 µm. Elle est composée de polysaccharides (enchaînement de sucres) : la cellulose formée d'unités de glucose, l'hémicellulose, des composés pectiques et des protéines. Les molécules de cellulose forment un réseau de microfibrilles enrobées dans une pâte faite principalement d'hémicelluloses liées à la protéine. Cette pâte relativement molle rend la paroi primaire extensive.

Une fois la taille de la cellule acquise, la paroi secondaire se forme par dépôts successifs à l'intérieur de la paroi primaire. Ces dépôts dépourvus de composés pectiques comportent des microfibrilles de cellulose extrêmement serrées les unes contre les autres. Ces dépôts ne peuvent plus s'agrandir.

La paroi pectocellulosique est composée dans les cellules âgées de 03 parties qui correspondent à trois stades de son évolution à savoir :

- *la lamelle moyenne ou mitoyenn
- *la paroi primaire
- *la paroi secondaire

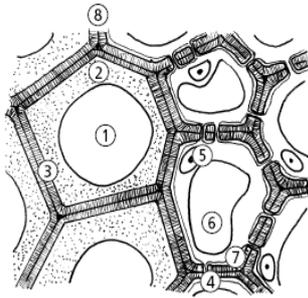


Figure 4.18 - Schéma d'organisation des différentes parois dans les cellules.

①, cavité centrale vide ; ②, paroi secondaire ; ③, paroi primaire ; ④, plasmodesme ; ⑤, noyau ; ⑥, vacuole ; ⑦, plasmalemmes ; ⑧, lamelle moyenne.

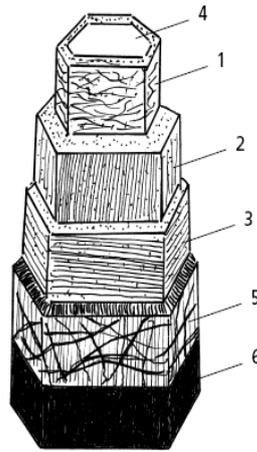
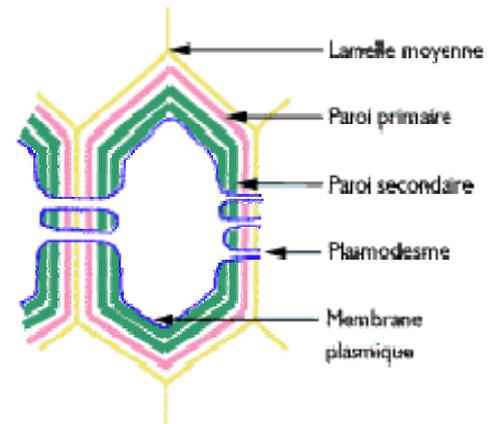


Figure 4.19 - Schéma tridimensionnel d'organisation d'une paroi cellulaire.

1, Paroi 2, couche 1 ; 2, Paroi 2, couche 2 ; 3, Paroi 2, couche 3 ; 4, Cavité ; 5, Paroi primaire ; 6, Lamelle moyenne.



- **Lamelle moyenne**, c'est la partie la plus externe de la paroi et elle est commune à deux cellules contiguës. C'est elle qui se forme la première et elle est constituée de matières pectiques seulement.
- **Paroi primaire**, de nature pecto-cellulosique, la paroi primaire n'existe seule que dans les cellules juvéniles. Elle est extensible, ce qui permet la croissance cellulaire (élongation),
- **Paroi secondaire**, elle apparaît lors de la différenciation de la cellule. Elle est constituée de cellulose et d'hémicellulose et est enrichie en composés phénoliques : lignine (pour renforcer la rigidité), cutine et subérine (pour l'imperméabiliser). Cette différenciation s'observe pour les cellules conductrices de sève du xylème (le bois) et pour différents tissus de soutien (sclérenchyme) ou de protection (liège).

II- ORIGINE DE LA PAROI SQUELETTIQUE

La paroi s'édifie à la suite d'une division cellulaire. Son développement commence dès la fin de la mitose. C'est au moment de la télophase que se constitue la nouvelle paroi qui séparera les deux cellules filles. Lors de la télophase, les microtubules du fuseau chromatique forment une structure en forme de tonneau transversalement aux deux nouveaux noyaux. En même temps s'accumulent près d'elles des vésicules issues des corps de Golgi et contenant des glycoprotéines. Les vésicules se rejoignent et confluent au centre de la plaque équatoriale. Celle-ci s'étend de manière centripète jusqu'à la paroi ancienne formant ainsi une cloison appelée phragmoplaste.

A la fin du processus, la nouvelle paroi se soude aux parois longitudinales anciennes. Les membranes des vésicules golgiennes se sont différenciées et sont analogues à la membrane. L'ensemble de ces membranes se soude aux membranes latérales. Il reste par endroits des espaces qui constitueront les futurs plasmodesmes (communications intercellulaires entre les cellules filles). Le contact avec la paroi cellulaire préexistante une fois établi. La lamelle moyenne est alors formée. Cette première paroi est commune aux deux cellules filles.

Sur la lamelle moyenne déjà constituée viennent se déverser des substances de matières différentes : cellulose, pectines, protéines. Ces substances sont secrétées par le cytoplasme des cellules contiguës. Les diverses substances secrétées s'accumulent sur la lamelle moyenne déjà formée pour donner une deuxième couche qui constituera la paroi primaire.

L'accumulation de ces matériaux est variable dans le temps. Ce sont d'abord les hémicelluloses qui forment des structures lâches, propices à l'élongation cellulaire qui se déposent en premier. Inversement quand les dépôts de cellulose deviennent majoritaires et ce, plus tardivement, ils forment la paroi secondaire. Cette paroi secondaire, elle apparaît lorsque la cellule a achevée sa croissance. On peut distinguer contre la paroi primaire un dépôt de cellulose, d'hémicellulose et un certain nombre de couches de produit phénolique (lignine, subérine, cutine). Enfin un dépôt de lignine peut apparaître dont l'ensemble formera la paroi secondaire. Cette paroi peut s'accroître en épaisseur mais n'est pas susceptible de croître en longueur. Si le dépôt de la lignine est continu, la paroi devient imperméable, la cellule meurt et n'a plus qu'un rôle de soutien. La lignine est un polymère hétérogène constitué de phénylpropanes. Elle est associée de façon covalente à la cellulose ou à l'hémicellulose via l'acide férulique. La lignine est un constituant caractéristique de la paroi secondaire qui s'accumule juste à la limite de la paroi primaire.

Les étapes d'élaboration de la paroi

La paroi végétale est constituée d'une lamelle et de deux parois qui se forment en 3 étapes l'une après l'autre. Il y a tout d'abord formation de la lamelle moyenne, puis de la paroi primaire qui se dépose sur la lamelle moyenne, et finalement de la paroi secondaire qui se dépose sur la paroi primaire.

a) Formation de la lamelle moyenne :

A la fin de la division cellulaire (en télophase), les microtubules s'assemblent pour former le phragmoplaste. Par la suite se forme une plaque cellulaire au plan équatoriale de la cellule mère, par fusion des vésicules provenant de l'appareil de Golgi. Cette plaque apparaît tout d'abord comme un disque suspendu à équidistance des deux noyaux, puis au fur et à mesure que les vésicules du Golgi fusionneront, elle atteindra les parois. Une fois les parois atteintes, la plaque clôturera la scission des cellules en division, séparant ainsi un cytoplasme d'un autre.

Il y aura par la suite fusion d'élément du réticulum endoplasmique lisse avec la plaque cellulaire, permettant le développement de la plaque, ainsi que la formation des plasmodesmes. En effet les tubules du réticulum endoplasmique lisse passeront à travers les plasmodesmes permettant un lien permanent entre les deux cellules jointives.

A partir de cette plaque, on arrivera finalement à la formation de la lamelle moyenne, par association avec de la pectine et d'autre composé. La lamelle moyenne ne sera donc pas complètement jointive, possédant des plasmodesmes qui permettront la communication entre les cellules.

b) Formation de la paroi primaire :

A partir de cette lamelle moyenne, membrane primitive pectique, s'effectuera un dépôt de cellulose, permettant la formation de la paroi primaire entre la membrane plasmique et la lamelle moyenne.

Au niveau des plasmodesmes, il n'y aura pas de dépôt de cellulose. Le réseau de fibrilles de cellulose est encore lâche, procurant à la paroi une souplesse, une flexibilité, ainsi qu'une extensibilité.

a) Formation de la paroi secondaire :

La paroi secondaire se forme également par dépôt, cette fois-ci sur la paroi primaire, sauf au niveau des ponctuations :

III- MODIFICATION DE LA PAROI SQUELETTIQUE

Au cours de l'évolution de certaines cellules, les parois peuvent subir des modifications plus ou moins importantes ; certaines en une transformation chimique en gommages ou mucilages ; d'autres en une incrustation de la paroi.

a) Substances d'incrustation

Les substances d'incrustations sont des substances autres que cellulose qui se déposent dans la trame cellulosique, c'est-à-dire entre les microfibrilles de cellulose, en remplaçant les substances matricielles, aussi bien dans la paroi primaire que secondaire.

Les substances d'incrustations peuvent permettre une lignification, une minéralisation, ou bien même une gélatinification.

➤ **Lignification par les lignines**

La lignification correspond à un dépôt de lignines plus particulièrement dans la lamelle secondaire, mais également dans la paroi primaire et secondaire et effectuent à ce niveau là des soudures irréversibles entre les cellules. En effet les liaisons sont non hydrolysables par la plante elle-même.

Elles se déposent à la fin de la formation des parois primaire et secondaire, et sont toujours associées à la cellulose, se déposant sur celle-ci. En effet le dépôt de lignine occupe tout l'espace laissé libre par la cellulose et les polymères de la matrice. Les lignines sont des molécules non glucidiques caractéristiques du bois.

Elles sont présentes au niveau de certains tissus particuliers de la plante et renforcent ainsi leur rigidité et leur résistance mécanique à la compression, pour permettre la formation d'arbre. Les lignines sont des molécules hydrophobes qui restent mouillables mais qui sont imperméables à l'eau. Les cellules lignifiées sont destinées à mourir.

La lignine est indispensable à la formation des vaisseaux et ainsi au transport de l'eau dans les végétaux supérieurs.

On peut faire une analogie au béton armé, en prenant en compte que la cellulose conférant la souplesse correspond à l'armature en acier et que la lignine conférant la rigidité correspond au béton.

➤ **Minéralisation**

La minéralisation correspond à un dépôt de silice (SiO_2) ou alors à un dépôt de calcaire (carbonate de calcium, CaCO_3) au niveau de tissus spécifiques de la plante.

- Le dépôt de silice s'appelle la silification et se fait au niveau de certaines plantes uniquement, non comestibles par les herbivores. Les Poacées et les Cypéracées possèdent des épidermes riches en silices ; on prendra pour exemple les poils urticants des orties.
- Le dépôt de calcaire s'effectue au niveau des poils en les rigidifiant.

➤ **Gélification par des gommés et des mucilages**

La gélification correspond à une hypertrophie de la lamelle moyenne, par des gommés ou des mucilages. Les gommés et les mucilages sont des polysaccharides hétérogènes dont le poids moléculaire est inférieur à la cellulose. Ce sont des macromolécules hydrophiles colloïdales, c'est-à-dire qu'elles peuvent passer en solution dans l'eau sans être ionisées, et ceci en restant en suspension dans la solution. Elles ont la propriété de gonfler au contact de l'eau et de former des masses gélatineuses.

Ils ont un rôle de lien entre les microfibrilles de cellulose, de ciment entre les cellules et de réserve glucidique.

b) Substances d'adcrustation

Les substances d'adcrustation sont des substances déposées à l'extérieur de la membrane. Elle forme une couche sur la paroi secondaire qui peut disparaître. Cette couche est imperméable, empêchant tout échange de gaz et d'eau.

➤ **La cutine**

La cutine se dépose sur l'épiderme, formant un film protecteur, appelé la cuticule. La cutine correspond à l'assemblage d'hydroxyacides tels que l'acide palmitique, l'acide stéarique et l'acide oléique. Elle possède une structure en maillage tridimensionnel qui procure à la molécule une insolubilité dans les solvants hydrophobes, et ceci bien qu'elle soit constituée d'acide gras.

La cuticule est légèrement perméable aux gaz et à la vapeur, et imperméable à l'eau, mais tout en restant mouillable. Elle permet ainsi de ralentir la transpiration des végétaux et ainsi de les préserver contre des pertes d'eau excessives. En temps sec le réseau se ressert, entraînant une imperméabilité totale.

➤ **Les cires**

Les cires forment un dépôt sur ou dans la cuticule, on parle alors de cire supracuticulaire ou de cire intracuticulaire. Ce sont des esters d'acide gras et d'alcool gras à longue chaîne, autrement dit des cérides qui sont les constituants majeurs des cires (abeilles, ...).

Leur présence n'est pas constante sur les végétaux. Les cires sont totalement hydrophobes, donc totalement imperméable à l'eau et aux gaz, limitant ainsi la transpiration des plantes. Elles présentent différentes morphologies : bâtonnets, granulation, pellicule ou pruine.

➤ La sporopollénine

La sporopollénine est la molécule principale rentrant dans la composition de l'exine, parois des spores et des grains de pollen. Elle procure une résistance à la dégradation et n'est dégradée par aucune enzyme connue.

➤ La subérine

La subérine imprègne la paroi des cellules, la rendant imperméable. La subérine rentre dans la constitution du suber qui présente lui-même une structure lamellaire, additionnant une couche amorce de triglycéride et de cutine, avec une couche monomoléculaire de cires. Le suber se forme secondairement à partir du cambium subérophelloidermique.

La subérine est une molécule polymérique hydrophobe, imperméable aux gaz et étant un très bon isolant thermique. Les cellules imprégnées de subérine sont des cellules mortes, échanges au niveau de perforations.

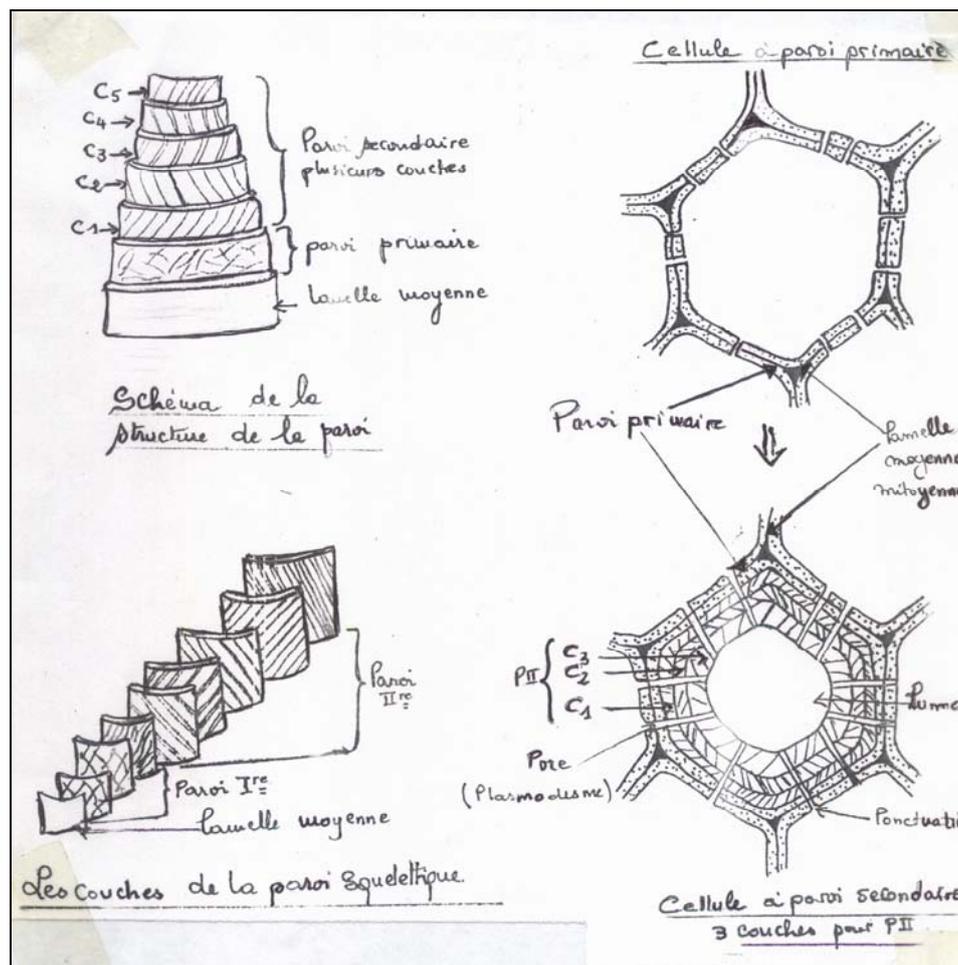


Schéma montrant la structure et les différentes couches de la paroi

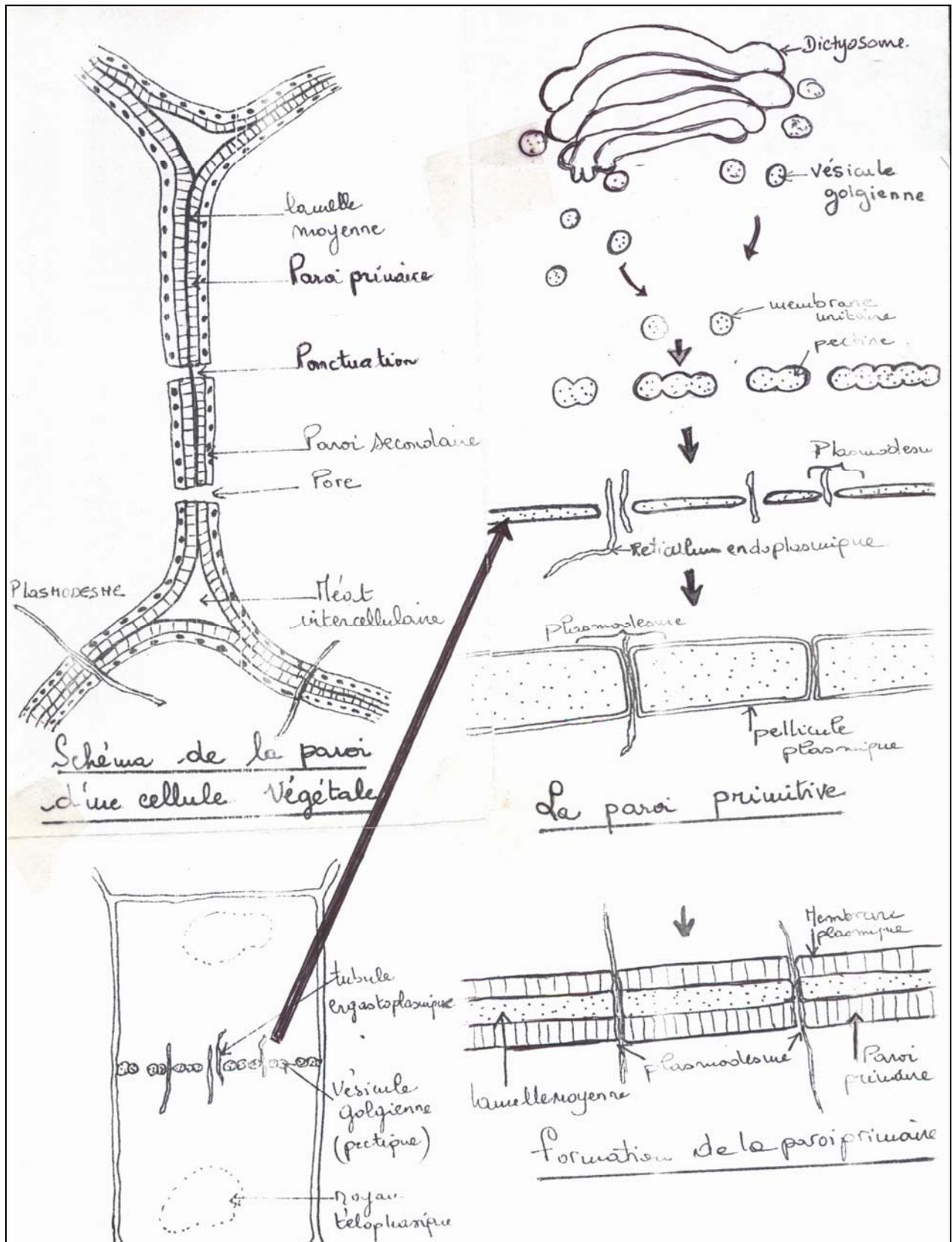


Schéma montrant les étapes de la formation de la paroi