

CHAPITRE VII: TRANSPORT MEMBRANAIRE ET COMMUNICATION

1. Introduction

Le transport membranaire de substances ne concerne que les composés non macromoléculaires : ions et molécules simples, de taille et de poids moléculaire réduits. Les systèmes de transports localisés dans la membrane cytoplasmique peuvent être réparties en deux catégories :

a. Les transports énergie-indépendants : ils ne sont pas consommateurs d'énergie et sont non accumulatifs. Ils résultent simplement du gradient de concentration existant entre les milieux intra-cellulaire et extra-cellulaire.

b. Les transports énergie-dépendants : ils fonctionnent contre le gradient de concentration et indépendamment de la concentration du substrat dans le milieu. Ils sont accumulatifs et consommateurs d'énergie.

Selon le cas, les bactéries peuvent posséder un ou plusieurs systèmes de transport différents et un substrat donné peut être transporté par plusieurs systèmes à la fois chez une même bactérie ou par des systèmes différents d'une bactérie à l'autre.

2. Transports énergie-dépendants

2.1. Diffusion passive

Quelques substances comme le glycérol peuvent traverser la membrane plasmique par **diffusion passive**. Dans le processus de diffusion passive, souvent appelé simplement **diffusion**, des molécules se déplacent d'une région de concentration élevée vers une région de concentration faible. La vitesse de diffusion passive dépend du gradient de concentration entre l'extérieur et l'intérieur de la cellule (Fig. 01). Un gradient de concentration suffisamment élevé est nécessaire à l'absorption de nutriment par diffusion passive (c'est à dire que la concentration en nutriment à l'extérieur doit être élevée) et la vitesse d'absorption décroît au fur et à mesure que le nutriment

est absorbé, à moins qu'il ne soit utilisé immédiatement par la cellule. De très petites molécules comme H₂O, O₂ et CO₂ traversent souvent les membranes par diffusion passive. Les molécules plus grandes, les ions, les substances polaires ne passent pas les membranes par simple diffusion.

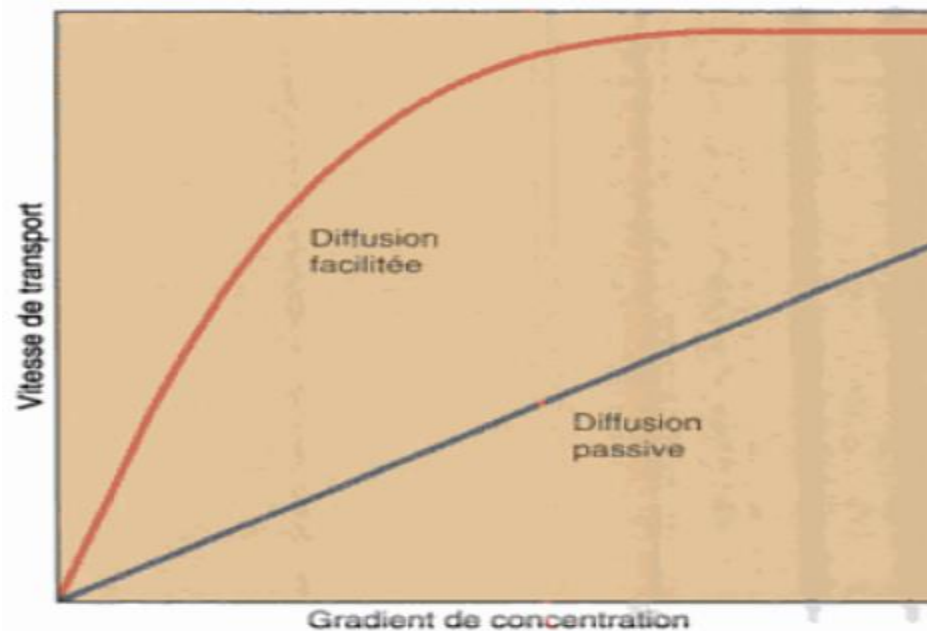


Figure 01 : Diffusion passive et facilitée.

(La vitesse de diffusion dépend du gradient de concentration du soluté. Notez l'effet de saturation ou plateau, aux valeurs élevées du gradient de concentration lors de la diffusion facilitée. On voit cet effet de saturation chaque fois qu'un transporteur protéique est impliqué dans le transport).

2.2. Diffusion facilitée

La vitesse de diffusion à travers de membranes sélectivement perméables est fortement augmentée grâce aux protéines de transport, parfois appelées **perméase**, qui sont intégrées dans la membrane plasmique. Le processus de diffusion médié par des transporteurs est appelé **diffusion facilitée**. La vitesse de diffusion facilitée augmente avec le gradient de concentration beaucoup plus rapidement et à de plus faible concentration en nutriment que dans le cas de la diffusion passive (Fig. 01). Notez que la vitesse de diffusion atteint un plateau à des concentrations élevées parce que le transporteur est saturé ; c'est-à-dire qu'il se lie aux molécules en solution et en transporte autant qu'il est possible. La courbe qui résulte de ce phénomène ressemble à la courbe enzyme-substrat et est très différente de la réponse linéaire observée dans le cas de la diffusion passive. Les transporteurs ressemblent aux enzymes par leur spécificité pour les substances à transporter :

chaque transporteur est sélectif et ne véhicule que des solutés apparentés. Bien qu'une protéine de transport soit impliquée, la diffusion facilitée est véritablement une diffusion. Le mouvement des molécules à travers la membrane est dû au gradient de concentration et aucune énergie supplémentaire n'est nécessaire. Si le gradient de concentration disparaît, le mouvement des molécules vers l'intérieur de la cellule s'arrête.

Bien que de nombreux travaux aient été réalisés sur le mécanisme de la diffusion facilitée, celui-ci n'est pas encore complètement élucidé. On pense que le transporteur est une protéine transmembranaire (Fig. 02). Après avoir fixé une molécule de soluté à l'extérieur de la membrane, le transporteur pourrait changer de conformation et décharger la molécule à l'intérieur de la cellule. Le transporteur reprendrait alors sa conformation originale et serait prêt à se lier à une autre molécule. L'effet final est qu'une molécule insoluble dans les lipides entre dans la cellule en réponse à un gradient de concentration. On doit noter que le mécanisme est réversible : si la concentration du soluté est plus grande à l'intérieur qu'à l'extérieur de la cellule, cette molécule va se déplacer vers l'extérieur.

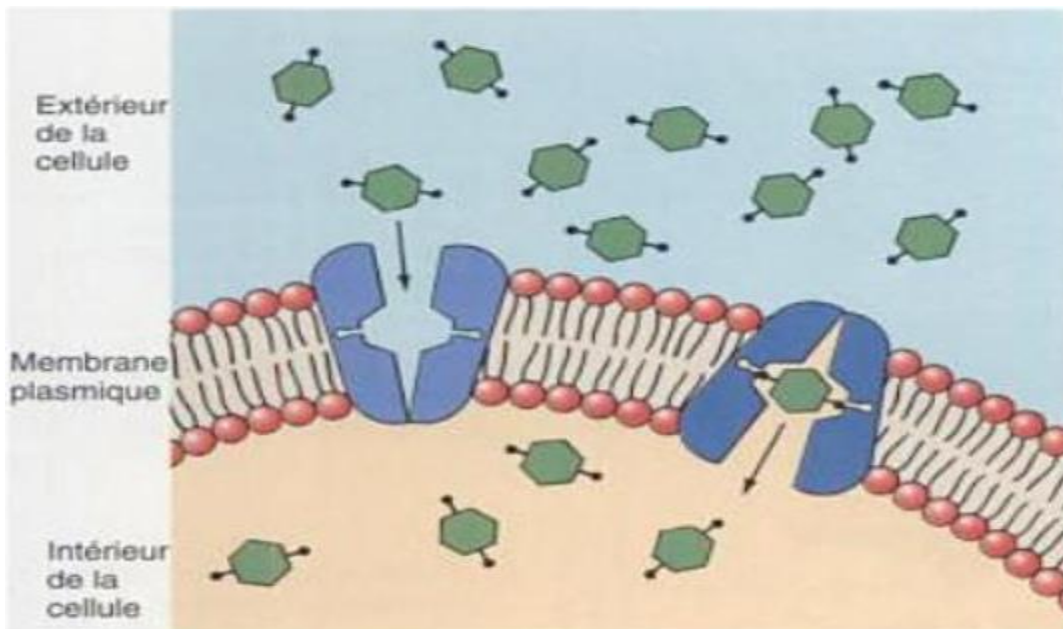


Figure 02: Modèle de la diffusion facilitée.

(Le transporteur membranaire peut changer de conformation après avoir lié une molécule externe et l'avoir livrée dans le milieu cellulaire. Le transporteur retourne alors à sa position orientée vers l'extérieur est prêt à lier une autre molécule en solution. Comme il n'y a pas d'énergie absorbée, les molécules ne continueront à entrer que si leur concentration est plus élevée à l'extérieur).

La diffusion facilitée ne semble pas très importante chez les procaryotes car la concentration en nutriment est souvent plus faible à l'extérieur qu'à l'intérieur de la cellule et que la diffusion facilitée ne peut avoir lieu. Le glycérol est transporté par diffusion facilitée chez *E. coli*, *Salmonella typhimurium*, *Pseudomonas*, *Bacillus* et de nombreuses autres bactéries.

3. Transport énergie-dépendants

Bien que les transporteurs impliqués dans la diffusion facilitée puissent véhiculer efficacement des molécules à l'intérieur de la cellule quand la concentration en soluté est plus élevée à l'extérieur, ils ne peuvent pas transporter de solutés qui sont en concentration plus élevée à l'intérieur de la cellule (c'est-à-dire contre un gradient de concentration). Les microorganismes vivent souvent dans des habitats qui sont des sources nutritives très diluées ; pour se développer, ils doivent donc être capable de transporter et de concentrer ces nutriments. Les deux processus les plus importants dans de telles situation, sont le transport actif et la translocation de groupe, deux processus dépendants e l'énergie.

3.1. Transport actif

Le transport actif est le transport de molécule de soluté contre un gradient de concentration, grâce à l'utilisation d'énergie métabolique. Comme le transport actif a recours à des protéines de transport, il ressemble d'une certaine manière à la diffusion facilitée. Les transporteurs ou **perméases** se lient à certains solutés et ont une grande spécificité vis-à-vis de ces molécules. Des molécules de solutés similaires peuvent entrer en compétition avec la même protéine de transport dans la diffusion facilitée et le transport actif. Le transport actif se caractérise aussi par la saturation du transporteur à des concentrations élevées en soluté (Fig. 01). Néanmoins, le transport actif diffère de la diffusion facilitée par son utilisation d'énergie métabolique et sa capacité de concentrer des substances. Des inhibiteurs métaboliques qui bloquent la production d'énergie, inhibe le transport actif mais n'affectent pas la diffusion facilitée (du moins pendant un temps court).

Les systèmes de transport à protéine fixatrice ou **transporteur ABC** pour « *ATP Binding Cassette transporters* », sont actifs chez les bactéries, les archéobactéries et les eucaryotes. Ces transporteurs consistent généralement en deux domaines transmembranaires hydrophobes associés du côté cytoplasmique à deux domaines de liaison de nucléotide (Fig. 03). Les domaines transmembranaires forment un pore et les domaines de liaison de nucléotide fixent et hydrolysent

l'ATP pour entrainer le transport. Les transporteurs ABC utilisent des protéines fixatrices particulières qui sont localisées dans le périplasma des bactéries Gram-négatif ou attachées aux lipides membranaires de la face externe de la membrane plasmique des bactéries Gram-positif. Ces protéines fixatrices qui peuvent être impliquées aussi dans le chimiotactisme, lient la molécule à transporter et interagissent alors avec le transporteur pour faire entrer le soluté dans la cellule. *E.coli* transporte une variété de sucre (arabinose, maltose, galactose, ribose) et acides aminés (glutamate, histidine, leucine) par ce mécanisme.

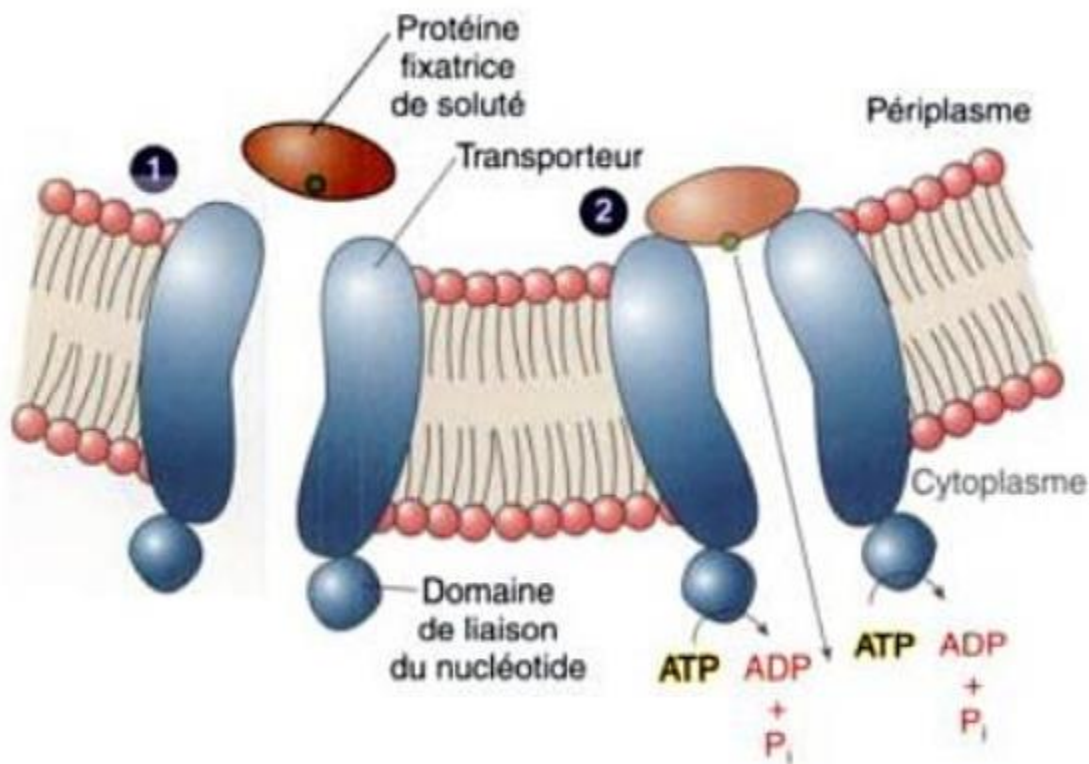


Figure 03 : Fonction du transporteur ABC.

(1) la protéine fixatrice du soluté se lie au substrat à transporter et s'approche du transporteur ABC. (2) la protéine fixatrice du soluté s'attache au transporteur et libère le substrat qui est conduit à travers la membrane avec l'aide d'une hydrolyse d'ATP.

Les bactéries utilisent aussi la force proton-motrice (habituellement sous la forme d'un gradient de proton généré durant le transport d'électrons) pour le transport actif. Des systèmes de transport membranaire sans protéines spéciales de liaison interviennent. La perméase est constituée d'une seule protéine ayant une masse moléculaire d'environ 30000. Elle transporte une molécule de lactose vers l'intérieur de la cellule et un proton pénètre en même temps (une concentration

élevée de protons est maintenue à l'extérieur de la membrane grâce à l'activité de la chaîne transporteuse d'électrons). Un tel type de cotransport de deux substances différentes dans le même sens est appelé **symport**. Dans ce cas, l'énergie emmagasinée sous la forme d'un gradient de protons est utilisée pour le transport de la molécule en solution. Bien que le mécanisme de transport ne soit pas complètement élucidé, on pense que la liaison en proton au transporteur modifie sa conformation et son affinité pour la molécule à transporter. *E. coli* emploie aussi le symport pour importer des acides aminés et des acides organiques comme le succinate et la malate.

Le gradient de proton peut contribuer indirectement au transport actif, souvent par la formation d'un gradient d'ions sodium. Par exemple chez *E. coli*, le système de transport de sodium rejette cet ion à l'extérieur de la cellule en réponse à un mouvement des protons vers l'intérieur (Fig. 04). Un tel système de transport où les substances se déplacent en sens opposé est appelé **antiport**. Le gradient de sodium généré par le système antiport de protons, conduit à l'importation de sucre et d'acide aminés. Un ion sodium pourrait se fixer à un transporteur, entraînant une modification de forme de celui-ci. Le transporteur se lierait alors à un sucre ou un acide aminé et orienterait ces sites de liaison vers l'intérieur de la cellule. Par suite de la faible concentration en sodium dans la cellule, l'ion sodium se dissocierait du transporteur et l'autre molécule suivrait. Chez *E. coli*, les protéines de transport importent le mélibiose et l'acide glutamique quand le sodium est en même temps véhiculé vers l'intérieur.

Un micro-organisme possède souvent plus d'un seul système de transport pour chaque nutriment, comme on le voit chez *E. coli*. Cette bactérie a au moins cinq systèmes de transport pour le galactose, trois systèmes pour chacun des acides aminés glutamate et leucine et deux systèmes de transport complexes pour potassium. Quand il y a plusieurs systèmes de transport pour la même substance, ils diffèrent par leur source d'énergie, leur affinité pour le soluté à transporter et leur mode de régulation. Cette diversité donne à l'organisme un avantage compétitif supplémentaire dans un environnement variable.

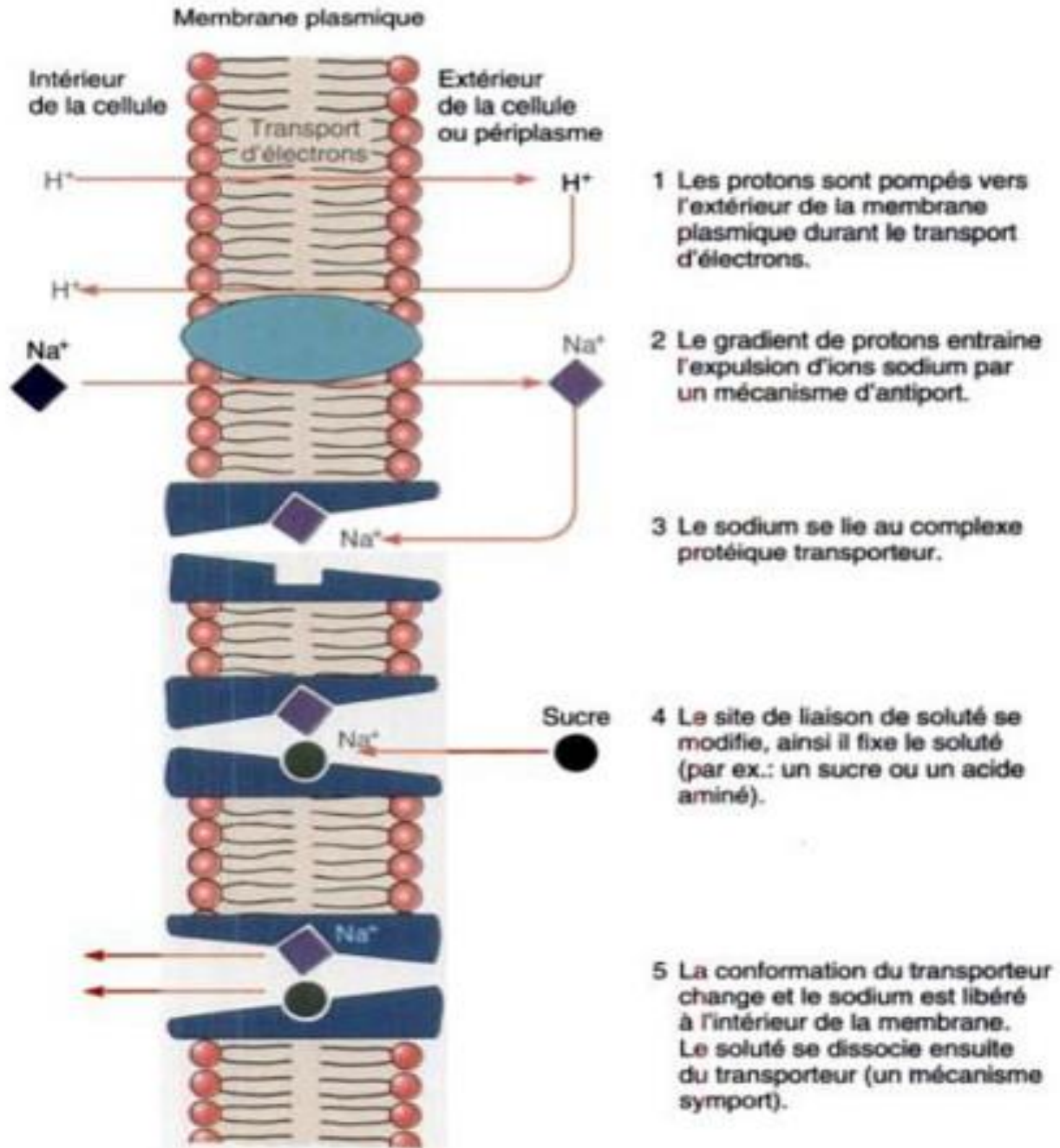


Figure 04: Mécanisme du transport actif.

(Utilisation de gradient de proton et de sodium dans le transport actif. (1) le transport des électrons est utilisé pour pomper des protons à l'extérieur de la membrane plasmique. (2) le gradient de protons conduit à l'exportation des ions sodium par un mécanisme d'antiport. (3) le sodium se lie au complexe transporteur protéique. (4) le site de liaison du soluté se modifie et il y a liaison du soluté (par exemple un sucre ou un acide aminé). (5) la conformation du transporteur change de sorte que le sodium est libéré à l'intérieur de la cellule. Ceci est suivi par la dissociation du soluté et du transporteur).

3.2. Translocation de groupe

Dans le transport actif, les molécules en solution traversent la membrane sans modification. La plupart des procaryotes peuvent aussi transporter des molécules par **translocation de groupe**, un processus au cours duquel une molécule est transférée dans la cellule en étant modifiée chimiquement. Il s'agit d'un type de transport dépendant de l'énergie car il utilise l'énergie du métabolisme. Le système de translocation de groupe le plus connu est le système de la **phosphotransférase des sucres (PTS)** dépendant du phosphoénolpyruvate (PEP). Il transfère une variété de sucre dans les cellules procaryotes en les phosphorylant et en utilisant le phosphoénolpyruvate comme donneur de phosphate.



Le PTS est très complexe. Chez *E. coli* et *Salmonella typhimurium*, il est constitué de trois enzymes et d'une protéine thermostable de faible masse moléculaire (HPr). HPr et l'enzyme sont cytoplasmiques, l'enzyme II a une structure plus variable souvent faite de trois sous-unités. L'enzyme EIIA (appelé auparavant EIIB) est cytoplasmique et soluble, l'enzyme EIIB est aussi hydrophile mais il est souvent lié à EIIC, une protéine hydrophobe enfuie dans la membrane. Un phosphate riche en énergie est transféré du PEP à l'enzyme III avec l'aide de l'enzyme I et de HPr (Fig. 05). Ensuite, une molécule de sucre est phosphorylée grâce à l'enzyme II au cours de son transport au travers de la membrane. L'enzyme II transporte uniquement des sucres spécifiques et varie selon le PTS, tandis que l'enzyme I et HPr sont communs à tous les PTS.

Les PTS sont largement distribués chez les procaryotes. A exception de quelques espèces de *Bacillus* qui ont à la fois la glycolyse et le système de phosphotransférase, les bactéries aérobies apparemment n'ont pas de PTS. Les membres des genres *Escherichia*, *Salmonella*, *Staphylococcus* et d'autres bactéries anaérobies facultatives, ainsi que quelques bactéries anaérobies obligatoires (ex. *Clostridium*) possèdent des PTS. Beaucoup de sucres sont transportés par ces systèmes. *E. coli* absorbe le glucose, le fructose, le mannitol, le sucrose, la N-acétylglucosamine, le cellobiose et d'autres sucres par la translocation de groupe. En plus de leur rôle dans le transport, les protéines de PTS peuvent agir comme chimiorécepteurs dans le chimiotactisme.

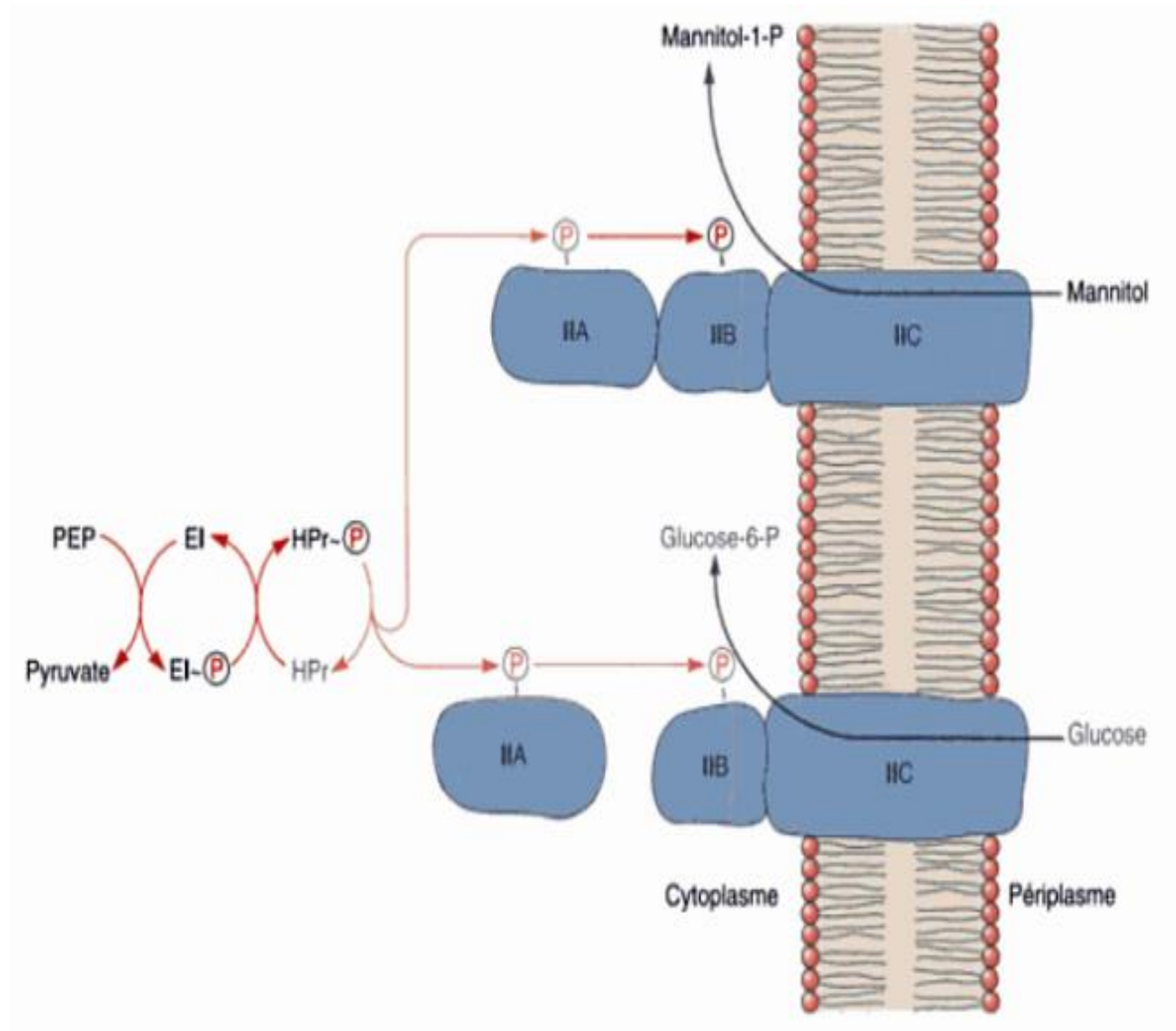


Figure 05: Transport PTS bactérien.

(Deux exemples de la phosphotransférase des sucres (PTS) dépendant du PEP sont illustrés. Les composés suivants sont impliqués dans le système : le phosphoénolpyruvate, *PEP* ; l'enzyme I, *EI* ; la protéine thermostable de faible poids moléculaire, *HPr* ; l'enzyme II, *EII*. Le phosphate riche en énergie est transféré de *HPr* à *EIIA*, une enzyme soluble. *EIIA* est liée à *EIIB* dans le transporteur de mannitol, il est séparé de *EIIB* dans le transporteur de glucose. Dans chaque cas, le phosphate passe de *EIIA* à *EIIB*, il est ensuite transféré sur le sucre au cours du transport à travers la membrane. D'autres relations entre les composants de *EII* sont possibles. Par exemple, *EIIA* et *EIIB* peuvent former une protéine soluble séparée du complexe membranaire, le phosphate se déplace de toute façon de *EIIA* à *EIIB* et ensuite sur le ou les domaines membranaires).