

LES MEMBRANES BIOLOGIQUES

Structure des membranes biologiques

I. LES LIPIDES MEMBRANAIRES :

A) LES GLYCEROLIPIDES :

- Le glycérol :
 - >Le diacylglycérol :
 - >L'acide phosphatidique :
 - > PS, PE, PC et PI :

B) LES SPHINGOLIPIDES :

- La sphingosine :
 - >Céramide :
 - >La sphingomyéline ou PSL :
 - > Cérébrosides et GSL :

C) LE CHOLESTEROL :

II. ORGANISATION DES LIPIDES :

A) BICOUCHE LIPIDIQUE ET MICELLE :

B) LA FLUIDITE MEMBRANAIRE :

III. LES PROTEINES MEMBRANAIRES :

A) PROTEINES EXTRINSEQUES :

B) PROTEINES INTRINSEQUES :

1. Protéines ancrées par un lipide :
2. Protéines transmembranaires :
3. Mobilité des protéines :

C) FONCTIONS DES PROTEINES MEMBRANAIRES :

1. Structurer la membrane :
2. Enzymes membranaires :
3. Récepteurs membranaires :
4. Canaux, pores etc. :

D) ORIGINE DES PROTEINES MEMBRANAIRES :

1. Protéines synthétisées par des ribosomes liées :
2. Protéines synthétisées par des ribosomes libres :
 - a) Les protéines du peroxyosome :
 - b) Les protéines mitochondriales :
 - Les protéines de la matrice mitochondriale :
 - Les protéines de la membrane de la mitochondrie :

IV. LE GLYCOLIPIDE :

A) LES GLYCOLIPIDES :

B) LES GLYCOPROTEINES :

1. Oligosaccharides o-lies :
2. Oligosaccharides n-lies :

V. ASYMETRIE DES MEMBRANES :

Dans la cellule, la compartimentation interne est assurée par les membranes lipidiques, il y a des membranes qui constituent la membrane nucléaire, la membrane plasmique...

Les membranes assurent aussi les contacts et échanges entre le cytosol et l'extérieur de la cellule.

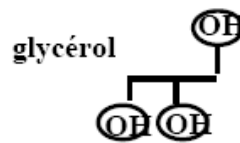
Pour comprendre mieux cet échange, il faut comprendre la structure de la membrane. Toutes les membranes lipidiques ont une structure de base similaire qu'on appelle la mosaïque fluide. La base de cette mosaïque est une structure appelée BICOUCHE LIPIDIQUE.

Pour comprendre cette bicouche, il faut avoir une idée de la façon dont sont constitués les lipides membranaires et la manière dont ils sont arrangés.

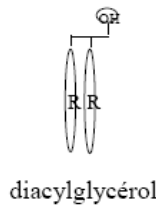
I. LES LIPIDES MEMBRANAIRES :

A) LES GLYCEROLIPIDES :

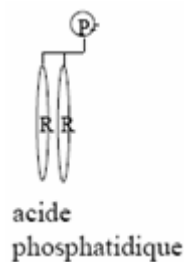
Le GLYCEROL un tri-alcool dont chacune des fonctions alcool peut être estérifiée par un acide gras.



→ Si on ajoute des acides gras sur les deux alcools du glycérol, on obtient un DIACYLGLYCEROL (DAG), composé qui joue un rôle important dans la signalisation cellulaire.



→ Dans l'immense majorité des cas, la troisième fonction alcool est estérifiée par l'acide phosphorique pour donner l'ACIDE PHOSPHATIDIQUE et c'est cet acide phosphatidique (chargé '-') qui est la base de la plupart des glycérolipides membranaires.



Sur ce groupement phosphate viennent se greffer des petites molécules appelées TÊTES POLAIRES qui sont hydrophiles, ce sont les PHOSPHOLIPIDES.

- SERINE : AA, charge positive et charge négative. Le fait qu'il y ait une charge négative sur le groupement phosphate fait que la charge globale de la PHOSPHATYDILSERINE (PS) est négative.
- ETHANOLAMINE : petit aminoalcool, charge positive, la charge globale de la PHOSPHATYDILETHANOLAMINE (PE) est neutre. Ce type de molécule va être fortement polaire.
- CHOLINE : plus gros aminoalcool, donne la PHOSPHATYDILCHOLINE(PC), va avoir une charge globale neutre pour les mêmes raisons que la PE.
- INOSITOL : sucre. Neutre, la charge globale du PHOSPHATYDIL INOSITOL (PI) est négative.

Le PI est un composant mineur des membranes biologiques mais il joue un rôle majeur dans la signalisation cellulaire.

- ⇒ Dans tous les cas, la tête polaire des phospholipides a un caractère hydrophile très marqué ; au contraire des acides gras qui ont un caractère hydrophobe très marqué : ceux qui sont greffés sur les phospholipides ont entre 16 et 20 chaînons carbonés, ce qui leur confère un caractère hydrophobe très marqué. Les glycérolipides sont donc des molécules amphiphiles.

B) LES SPHINGOLIPIDES :

- Ils ont comme squelette une base à longue chaîne : la SPHINGOSINE. Elle comporte une fonction alcool en position 3, et une double liaison en position 4 qui permet à la sphingosine de se couder dans la membrane. Comme juste à côté il y a une fonction alcool, cette dernière aura tendance à rester au contact de l'eau. Par ailleurs, la sphingosine comporte également une autre fonction alcool en position 1 et une fonction amine en position 2.

- > Cette fonction amine réagit avec un acide gras, et la molécule que l'on obtient est appelée CERAMIDE.



céramide

- > La fonction alcool-ter du céramide peut réagir avec un certain nombre d'autres molécules et en particulier une phosphorylcholine : (on a une choline sur un phosphate sur une sphingosine). C'est la SPHINGOMYELINE.



sphingomyéline

Son nom complet est : PHOSPHOSPHINGOLIPIDE (PSL).

Comme dans le cas de la PC, la phosphorylcholine a une tête polaire qui peut interagir avec un sucre.

- > S'il y en a un seul, on parle de CEREBROSIDE.
- Premier sucre est un galactose : le GALACTOCEREBROSIDE, il est à la base d'une dizaine de glycosphingolipides, c'est peu.
 - Premier sucre est un glucose : le GLUCOCEREBROSIDE, il est à la base de tous les autres glycosphingolipides.
- > S'il y en a plus, on parle de GLYCOSPHINGOLIPIDES (GSL).



glycosphingolipide

- > Par ailleurs, les sucres peuvent être des ACIDES SIALIQUES, un GSL qui en porte forme une GANGLIOSIDE.

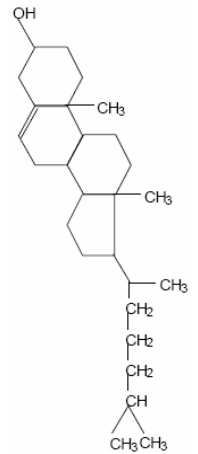
- L'ensemble des sucres sur un GSL se rassemble et forme une tête polaire, toute la partie céramide est elle fortement hydrophobe. Ce qui forme une molécule amphiphile.
- On pense, en partie parce qu'ils ont une très grande diversité, que les sucres des GSL sont impliqués dans un processus de reconnaissance cellulaire. En plus de cela, ces sucres sont utilisés comme récepteurs par beaucoup de pathogènes.

C) LE CHOLESTEROL :

C'est le seul lipide qui joue un rôle dans les membranes biologiques animales (ça n'est pas vrai pour les membranes végétales).

Le cholestérol est constitué d'un noyau polycyclique qui constitue un noyau rigide, il est aussi constitué d'une queue hydrocarbonée rigide. Tout cet ensemble est fortement hydrophobe.

Par contre, il y a un groupement alcool qui suffit à donner un caractère amphiphile à la molécule de cholestérol.



II. ORGANISATION DES LIPIDES

A) BICOUCHE LIPIDIQUE ET MICELLE

- Dans l'eau, la partie hydrophile va venir au contact de l'eau, et la partie hydrophobe va la fuir.
- S'il y a peu de molécules, on aura la formation de micelles qui sont de petites sphères avec un cœur hydrophobe et une surface hydrophile.
Il y a un certain nombre d'amphiphiles qui ont des têtes polaires tellement grosses que le micelle est la seule structure possible, ces molécules sont utilisées comme détergent.
- Par contre si les lipides ont plus ou moins une forme de cylindre et qu'il y en a en assez grand nombre, on aura formation d'une bicouche constituée de deux monocouches ou feuillettes.
Chaque monocouche a un côté hydrophobe au cœur de la bicouche qui fait face au côté hydrophobe de l'autre monocouche. Chaque monocouche a une face hydrophile au contact avec l'eau.
En ME, on utilise le OsO₄ qui vient se fixer au niveau des têtes polaires et il ne peut pas réagir avec les acides gras. C'est un composé opaque aux électrons, qui donne un aspect en 3 feuillettes aux membranes biologiques en ME.
- Sur les côtés, on a la partie hydrophobe de la bicouche qui serait en contact avec l'eau, c'est impossible. Les bicouches se referment sur elles-mêmes pour former des LIPOSOMES. On peut les utiliser pour transporter des substances dans le sang (visée thérapeutique).

B) LA FLUIDITE MEMBRANAIRE

- Ces membranes ne sont pas rigides mais fluides.
- Les chaînes carbonées qui n'ont pas de double liaison seront très fluides à une certaine température.
Si on abaisse la température, les chaînons hydrocarbonés vont se ranger les uns contre les autres et la membrane devient solide. C'est l'ETAT DE GEL. Les chaînes grasses sont quasiment cristallisées (très bien ordonnées).
On peut repasser à l'ETAT DE SOL (fluide) en augmentant la température.
La température à laquelle se fait ce passage est appelée TEMPERATURE DE FUSION. Elle est très proche de notre température physiologique quand les acides gras sont saturés.
 - Pour une PC avec 2 acides gras à 16 C saturés : la température de fusion est de 41° C. A 37°C, nous serions à l'état de gel.
 - Même PC mais avec 2 AG comportant 16 C et une double liaison, la double liaison ne permet pas aux chaînons hydrocarbonés de s'organiser de façon autant cristalline qu'en temps normal. La température de fusion est à ce moment là beaucoup plus basse, de l'ordre de -60°C. A 37°C, la membrane est très fluide, voire trop.
- Les GSL peuvent avoir des AG particuliers, très longs qui vont déborder et pénétrer dans la monocouche qui leur fait face. On pense que cette interaction permet de renforcer mécaniquement les membranes biologiques.
- Par ailleurs, les GSL peuvent former des liaisons H entre eux. D'une part parce qu'on a la fonction alcool qui peut interagir avec la fonction amine des AG et d'autre part parce que les sucres peuvent interagir entre eux.
On peut donc avoir dans les membranes des domaines enrichis en GSL : il y a formation de RADEAUX LIPIDIQUES, riches en GSL.
Ils vont s'enrichir en certaines protéines et la DIFFUSION LATÉRALE sera plus lente au niveau des ces radeaux.

- Dans la membrane, on a beaucoup de cholestérol [phospholipides/chol. ~ 1 dans certaines membranes].
Ce cholestérol aura deux effets :
 - Au niveau du noyau polycyclique, il interagit fortement avec les chaînes hydrocarbonées, ceci va permettre de renforcer la résistance mécanique et l'imperméabilité de la bicouche lipidique.
Cela va également ralentir la diffusion latérale des constituants membranaires.
A des températures élevées, la bicouche sera moins fluide.
 - Au cœur de la membrane, on n'a que des chaînons hydrocarbonés, ils seront rendus plus mobiles à cause de la désorganisation provoquée par le noyau du cholestérol.
Le passage à la phase gel sera aussi rendu plus difficile à cause de l'encombrement stérique de ce même noyau.
A température faible, la bicouche sera plus fluide en présence qu'en absence du cholestérol.
- ⇒ Le cholestérol joue un rôle de tampon de la fluidité membranaire.
- Les lipides sont doués d'un mouvement de rotation et de déplacement au sein de la membrane.
Ils se déplacent rapidement à des vitesses de $10^{-8}\text{cm}^2/\text{s}$. Il faut une seconde à un lipide d'une extrémité à l'autre d'une bactérie, et 20 secondes pour une cellule eucaryote.
- Les lipides sont organisés de façon asymétrique dans la membrane :
 - Les glycolipides sont présents uniquement sur la face exoplasmique
 - Les phospholipides et le cholestérol sont présents sur les deux faces.

III. LES PROTEINES MEMBRANAIRES

- Dans les bicouches vont venir s'insérer des protéines membranaires. Il y en a à peu près autant que de lipides, mais en termes de nombre de molécules il y a environ 20 fois plus de molécules lipidiques que de molécules protéiques dans une membrane.
- Les lipides ont une demi-vie de 2 jours
Les protéines ont une demi-vie de l'ordre de 2 à 5 jours (parfois beaucoup plus).

Les protéines membranaires peuvent s'associer à la membrane de deux façons.

A) PROTEINES EXTRINSEQUES

Les protéines associées par des liaisons non covalentes appelées extrinsèques.
Elles peuvent s'associer à des lipides ou des protéines.
Elles sont relativement faciles à extraire par modification de la force ionique.

B) PROTEINES INTRINSEQUES

Les protéines intrinsèques sont physiquement ancrées dans la bicouche lipidique. Cet ancrage peut se faire de deux façons :

1. PROTEINES ANCREES PAR UN LIPIDE

Par un lipide : protéines lipidiques sur face exoplasmique.

Par une chaîne grasse : face cytoplasmique. Ces chaînes grasses peuvent être des groupements FARNESYLS ou GERANYL

2. PROTEINES TRANSMEMBRANAIRES

Protéine transmembranaire : la chaîne peptidique elle-même traverse la bicouche lipidique.

Si elle traverse la bicouche une seule fois, on l'appelle protéine à 1 segment transmembranaire. Si elle la traverse plusieurs fois, on les appelle protéines serpentes.

3. MOBILITE DES PROTEINES

Structure dynamique.

Schéma : la mosaïque avec les régions enrichies en certains lipides et des protéines associées plutôt à certains lipides qu'à d'autres.

On visualise directement des visions enrichies en GSL, on a un liposome constitué de phospholipides rouges et de sphingolipides verts, au bout d'un certain temps, on voit qu'il y a mélange.

Les protéines sont aussi capables de diffusion latérale.

Les protéines ancrées par un lipide ne se déplacent que dans un seul feuillet de la membrane, elles ont souvent un coef de diffusion proche de ceux des lipides qui les entourent.

Quand on a une protéine transmembranaire, elle se déplace dans les deux feuillets en même temps, elles ont des coef de diffusion 10 à 100 fois plus lent que ceux des lipides qui les entourent. On ne comprend pas vraiment pourquoi.

La diffusion est libre, elle change de direction à chaque fois qu'elle se cogne dans un lipide. Parfois il y a dans la membrane des amas d'obstacles qui semblent être des protéines fixes, quand une protéine reste bloquée dans un amas, elle ricoche entre les amas d'obstacles pendant un certain temps jusqu'à ce qu'elle puisse en sortir, comme une bille dans un flipper.

Certaines protéines vont interagir avec le cytosquelette, et ces protéines ne se déplaceront que dans la mesure où le CS va être remanié.

Il y a des protéines qui peuvent se déplacer rapidement dans une direction, probablement parce qu'elles interagissent avec un moteur protéique qui leur permet de se déplacer avec une certaine vitesse.

Comment sait on que les protéines se déplacent ? Immunofluorescence sur des cellules d'espèce différente. Observation des protéines des deux cellules après fusion.

⇒ Permet d'avoir des statistiques sur les mouvements globaux des protéines.

Si on veut avoir une information sur le mouvement d'une seule protéine on va coupler l'anticorps à une bille d'or colloïdal, de cette façon, sur une molécule on aura une bille et en suivant le déplacement de cette bille, on pourra observer le mouvement d'une seule protéine.

C) FONCTIONS DES PROTEINES MEMBRANAIRES

La première des fonctions des protéines membranaires est :

1. STRUCTURER LA MEMBRANE.

Les protéines de structure peuvent être intrin- ou extrinsèques. Elles peuvent renforcer la stabilité mécanique de la membrane, donner une forme à la membrane etc.

2. ENZYMES MEMBRANAIRES :

Catalysent les réactions biochimiques dans ou à la surface de la membrane.

La possibilité d'avoir des ribosomes collés les uns aux autres sur une seule surface de la membrane est un avantage biochimique.

3. LES RECEPTEURS :

Ils sont en général des protéines transmembranaires, ils se lient à une molécule d'un côté de la membrane puis ils cherchent simplement à accrocher la mol à la membrane, soit ils peuvent transmettre une info de l'autre côté de la membrane après liaison de la molécule.

Parfois on peut avoir un récepteur formé d'une protéine transmembranaire associée à une protéine extrinsèque.

4. CANAUX, PORES, TRANSPORTEURS...

Ce sont toujours des protéines à plusieurs domaines transmembranaires.

⇒ L'ensemble de ces différents types de protéines existent dans toutes les membranes cellulaires. Mais dans les échanges entre la cellule et le milieu environnant, ce sont surtout les protéines de la membrane plasmique qui ont donc un rôle particulièrement important.

D) ORIGINE DES PROTEINES MEMBRANAIRES

D'où viennent les protéines membranaires ? Cela dépend de la membrane à laquelle on s'intéresse.

1. PROTEINES SYNTHETISEES PAR DES RIBOSOMES LIES :

- Ce sont les ribosomes associés au niveau de la membrane du RE. Ils fabriquent des protéines qui vont s'ancrer et traverser la membrane en même temps qu'elles sont synthétisées.
- Les protéines qu'ils synthétisent peuvent être membranaires ou solubles, mais elles pénètrent dans la lumière du RE au fur et à mesure de leur synthèse. Elles vont ensuite être renvoyées dans différents compartiments membranaires par le trafic membranaire.

2. PROTEINES SYNTHETISEES PAR DES RIBOSOMES LIBRES :

Ils synthétisent les protéines de différents types de compartiment :

- _ Les protéines qui restent dans le cytosol.
- _ Les protéines destinées à être importées dans le noyau.
- _ Les protéines ancrées par un AG sur le feuillet cytoplasmique de la membrane.
- _ Les protéines membranaires de certains organites :

a) Les protéines du peroxysome :

- Le peroxysome est un petit organite responsable des réactions d'oxydation dans la cellule, il va par exemple détruire les radicaux libres de la cellule.
- Les protéines du peroxysome, que ce soient les protéines solubles de la matrice du peroxysome ou celles de la membrane du peroxysome, sont synthétisées par les ribosomes libres.
 - Les protéines de la matrice portent près de leur extrémité C-TER une petite séquence de 3 AA : on l'appelle séquence-signal, elle indique qu'il faut faire quelque chose de particulier.
 - Les protéines de la membrane du peroxysome ont également une séquences signal DIFFERENTE qui sont différentes et plus compliquées.
- Les mécanismes qui permettent le transport des protéines dans le peroxysome sont complexes. Simplement, les protéines synthétisées dans le cytosol sont reconnues par un mécanisme d'import et importées au niveau du peroxysome qui grossit avec les différents apports de protéines. Et lorsqu'il est suffisamment gros, il se divise pour donner deux peroxysomes fils.

b) Les protéines de la mitochondrie :

- Les protéines des mitochondries peuvent être synthétisées soit dans le cytosol, soit dans la mitochondrie.
- Les mitochondries sont des organites dits semi-autonomes qui ont un génome. Le génome mitochondrial humain va coder pour 2 ARNr, 22 ARNt et 13 protéines. Ces protéines sont synthétisées au niveau de la matrice de la mitochondrie sur des ribosomes libres et ensuite insérées après leur synthèse dans la membrane de la mitochondrie.
- Toutes les autres protéines des mitochondries sont synthétisées à partir du génome nucléaire par des ribosomes libres dans le cytosol. Toutes ces protéines possèdent une séquence signal.
 - ⇒ Protéines intra-mitochondriales :
 - Leur séquence-signal comporte entre 1 et 80 AA du côté N-ter et permet l'apport à partir du cytosol.
 - La protéine est synthétisée dans son ensemble et protégée par un chaperon (protéine de surveillance) : HSP-70 qui empêche la protéine de se replier de façon inadéquate dans le cytosol.
 - La protéine va venir interagir avec une structure particulière que l'on appelle PORT GENERAL D'IMPORT (GIP) qui va lui permettre de traverser la membrane.
 - L'insertion de la protéine dans la membrane requiert un gradient électrochimique de protons qui est la source d'énergie qui permet cette insertion dans la membrane externe de la mitochondrie.
 - Pour transloquer la protéine au travers de la membrane, on a besoin d'énergie sous forme d'ATP.
 - La protéine est transloquée directement dans la matrice de la mitochondrie en passant du PGI en un translocon sur la membrane interne.

- Dans la matrice de la mitochondrie, cette protéine est tout d'abord protégée par un chaperon HSP 70 **mitochondrial**.
 - Ensuite une peptidase vient enlever la séquence signal, cela permet à la protéine de rester dans la mitochondrie et de se replier correctement. HSP 70+peptidase utilisent l'ATP pour notamment tirer la protéine au travers de la membrane.
- ⇒ Les protéines de la membrane de la mitochondrie, par contre, sont reconnues par le même PGI mais prises en charge par un autre translocon qui va les intégrer directement dans la membrane interne de la mitochondrie. Au lieu d'avoir un peptide signal en N-TER, elles ont plusieurs morceaux qui sont reconnus.

c) Les protéines glypiées :

- Elles sont ancrées à un lipide particulier.
- Elles sont d'abord synthétisées sous la forme de protéines transmembranaires. L'ancre lipidique, le glycolipide auquel elles sont liées est synthétisé séparément et contient en particulier un PI.
- Puis il y a un transfert d'une partie de la protéine sur l'ancre lipidique et on obtient ainsi une protéine glypiée.
- Le reste de la protéine va rester dans la membrane et sera éliminé dans un deuxième temps.

IV. LE GLYCOCALYX

C'est l'ensemble des OLIGO-SACCHARIDES présent sur une membrane. Surtout sur la membrane plasmique. Il forme une véritable forêt à la surface de la cellule et est l'équivalent d'une barrière de protection. Dans le tube digestif, il est très développé et permet de maintenir à distance les bactéries présentes naturellement dans le tube digestif.

Des sucres peuvent être reconnus soit pas d'autres sucres soit par des protéines. Ces oligosaccharides peuvent jouer un rôle de reconnaissance de cellule à cellule ou autre, et être reconnus par des agents pathogènes.

Le glycocalix est composé à la fois des glycolipides et des glycoprotéines.

A) LES GLYCOLIPIDES

- Le premier glucose est rajouté dans le RE
- Tous les autres sucres sont rajoutés au niveau de l'AdG.
- Ces sucres sont rajoutés sur la face exoplasmique de la membrane, dans la lumière de l'AdG.

B) LES GLYCOPROTEINES

La première étape de l'association de certains oligosaccharides sur des glycoprotéines se fait en même temps se fait en même temps que la synthèse de la protéine. Ils se trouvent sur la face exoplasmique de la membrane que la protéine soit extrin- ou intrin-.

1. OLIGOSACCHARIDES O-LIES

Sont ajoutés sur le groupement OH d'une sérine ou d'une thréonine.
Le premier sucre ajouté est en général un galactose, mais on peut avoir des variantes du galactose.
L'ajout des oligosaccharides O liés se fait entièrement au niveau de l'AdG.

2. OLIGOSACCHARIDES N-LIES

Ils sont ajoutés sur le groupement amine d'une asparagine.
Une structure est transférée en bloc au niveau de la lumière du RE à l'asparagine.
Cette structure va subir un certain nombre de modifications au cours du transport de la protéine au sein de l'AdG et on obtient trois grands types d'oligosaccharides N liés :

- Les oligosaccharides OLIGOMANNOSIDIQUES.
- Les oligosaccharides COMPLEXES.

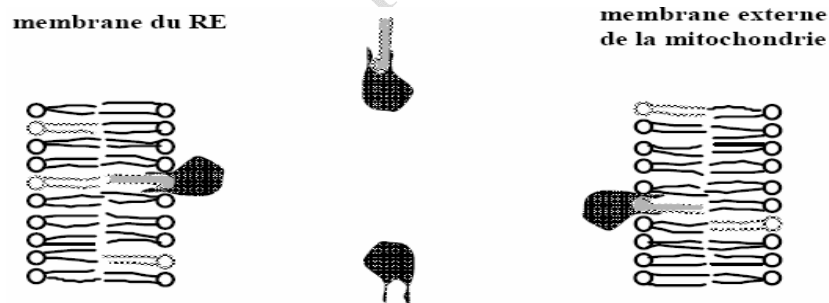
- Les oligosaccharides INTERMEDIAIRES.

V. ASYMETRIE DES MEMBRANES

- On a mentionné plusieurs fois que les sucres étaient ajoutés d'un seul côté, que les protéines glypiées étaient sur la face cytoplasmique, les protéines ancrées par des ancres lipidiques étaient sur la face exoplasmique.
- Le cholestérol est présent en quantités équivalentes sur les deux feuillets des membranes. Mais ce n'est pas le cas des autres lipides membranaires.
- Les GSL sont ajoutés dans la lumière de l'AdG, ce qui fait qu'ils sont sur le feuillet exoplasmique des membranes et on ne les trouve pas sur le feuillet cytoplasmique.
 - ⇒ Le feuillet exoplasmique des membranes est riche en PC et en sphingomyéline (GSL).
 - ⇒ La PE et la PS sont enrichies sur le feuillet cytoplasmique des membranes.

Le fait que ce soit enrichi d'un côté et pas de l'autre fait que les feuillets présentent des compositions différentes et par conséquent des propriétés différentes.

- Cette asymétrie de la membrane est maintenue par le fait que le FLIP-FLOP, c'est-à-dire le passage d'un feuillet à l'autre est RARE spontanément. Ce flip flop peut être catalysé par une FLIPASE qui ont pour fonction soit de ramener les lipides qui sont sur le mauvais feuillet à leur feuillet d'origine, soit au cours de la synthèse de transporter les lipides de façon à ce qu'ils atteignent leur feuillet correct de destination.
- Ces lipides sont synthétisés au niveau du RE et évidemment ils doivent être transportés vers les autres membranes.
 - Tous les compartiments qui sont en relation avec le RE par le trafic membranaire vont recevoir leurs lipides par le trafic membranaire.
 - Pour les autres, c'est plus compliqué, il existe des protéines capables d'extraire les lipides des membranes et de les transporter. Pour que le cycle soit complet, il faut que la protéine soit capable de revenir à vide mais cette étape là n'est pas encore démontrée.



- Les protéines membranaires sont incapables de fli-flop, elles sont insérées dans un sens dans la membrane et y restent. La partie cytoplasmique est toujours la même, idem pour la partie exoplasmique.

Cela contribue à l'asymétrie.

- De plus, on a vu que les oligosaccharides sont transportés sur les protéines dans la lumière du RE, ils y sont également modifiés, par conséquent ils sont toujours sur le feuillet exoplasmique.

Ce document, ainsi que l'intégralité des cours de P1, sont disponibles gratuitement à l'adresse suivante :
<http://cours1bichat-lariboisiere.weebly.com/>