

CHAPITRE

1

INTRODUCTION À LA BIOÉNERGÉTIQUE ET AUX TYPES TROPHIQUES

Les organismes vivants ont besoin en permanence de fabriquer des molécules organiques de façon à assurer. Cette synthèse de molécules nécessite des réactions dites endergoniques qui sont donc défavorables au premier abord d'un point de vue chimique. Afin de pouvoir réaliser ces réactions, il faut "fournir de l'énergie" et cette énergie est fournie par la dégradation de molécules dites riches en énergie : les NTP et des pouvoirs réducteurs comme le NADH, le FADH₂ ou encore le NADPH. L'énergie synthétisée sert aussi à assurer d'autres fonctions coûteuses en énergie de l'organisme (contraction musculaire, signalisation cellulaire, transport) [3]

L'origine de l'énergie chimique dépend du type trophique de l'organisme considéré. Elle peut provenir principalement de la lumière grâce à la photosynthèse et dans ce cas on parle d'organismes phototrophes. Elle peut provenir de la dégradation de molécules inorganiques ou organiques et dans ce cas on parle d'organisme chimiolithotrophe ou chimioorganotrophe. **Le métabolisme est le processus global qui assure aux organismes vivants l'apport et l'utilisation de l'énergie libre dont ils ont besoin pour assurer leurs fonctions variées** [3].

Dans ce chapitre, nous verrons dans un premier temps comment l'énergie chimique peut être convertie et transférée d'une molécule à l'autre : c'est la bioénergétique. Nous verrons ensuite la diversité des types trophiques dans un écosystème [3].

I. Principes de Bioénergétique

A. Chimie pour la bioénergétique

1 Thermodynamique et cinétique des réactions Chimique

a. Enthalpie libre

L'étude de la thermodynamique d'une réaction permet de définir si la réaction est favorable ou défavorable. Pour cela, la valeur prise en compte est l'énergie de Gibbs des réactifs et des produits (enthalpie libre de la réaction). Pour la majorité des molécules, l'énergie de Gibbs est calculée dans des conditions chimiques standards (G_0). En biologie, nous utilisons des conditions cellulaires standards et souvent les valeurs données sont des G'_0 . L'énergie de Gibbs dans les conditions réelles est notée G . La différence d'énergie libre entre les produits de la réaction et les réactifs ($\Delta G = G_{produit} - G_{reactifs}$) doit être négative pour que la réaction soit favorable.

Calcul de la différence d'enthalpie libre d'une réaction



La variation d'énergie libre est donc :

$$\Delta G = \Delta G^0 + RT \ln \frac{[C]^\delta * [D]^\delta}{[A]^\alpha * [B]^\beta} \quad (1.2)$$

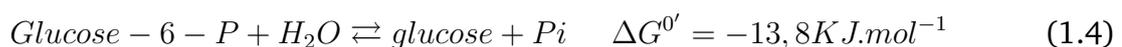
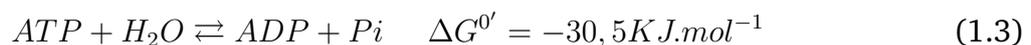
Exercice 1 : Enthalpie libre standard des réactions organiques

1. L'alcool déshydrogénase catalyse la réaction suivante :



La constante d'équilibre K de la réaction à 25 deg C est de $7,19 \cdot 10^9 mol/L$. Calculez ΔG_0 ($R = 8,32 J \cdot mol^{-1} \cdot K^{-1}$).

2. La première étape de glycolyse consiste à dégrader la molécule d'ATP en ADP et Pi afin de placer le Pi sur la carbone 6 du glucose. Calculer l'enthalpie libre de cette réaction sachant que :



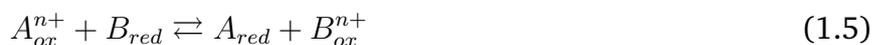
b. Cinétique des réactions

Dans la cellule, seule les réactions thermodynamiquement favorables peuvent avoir lieu. Néanmoins, cela ne suffit pas : il faut que la réaction ait une vitesse compatible avec la vie. C'est le rôle des enzymes qui sont décrites dans le cours de RAB35.

2 Chimie les réactions d'oxydoréduction

Les réactions d'oxydo-réduction sont des réactions de transfert d'électron : un donneur d'électron (agent réducteur) donne des électrons à un accepteur (agent oxydant). L'agent réducteur est oxydé alors que l'agent oxydant est réduit.

Les réactions d'oxydoréduction



La variation d'énergie libre est donc :

$$\Delta G = \Delta G^0 + RT \ln \frac{[A_{red}][B_{ox}^{n+}]}{[A_{ox}^{n+}][B_{red}]} \quad (1.6)$$

Or la différence d'énergie libre est égale à l'opposé du travail, ici le travail est de transférer n électrons, c'est donc un travail électrique où F est le nombre de Faraday et E le potentiel électrique :

$$\Delta G = -w_{\text{électrique}} = -nF\Delta E \quad (1.7)$$

A partir de 1.2 et 1.3, on obtient l'équation de Nernst :

$$\Delta E = \Delta E^0 - \frac{RT}{nF} \ln \frac{[A_{red}][B_{ox}^{n+}]}{[A_{ox}^{n+}][B_{red}]} \quad (1.8)$$

ΔE est le potentiel d'oxydo-réduction ou force électromotrice. ΔE^0 est le potentiel standard et si le standard est les conditions biochimiques, il est alors noté $\Delta E^{0'}$. Il existe en réalité deux demi-réactions pour lesquelles on peut écrire un potentiel redox :

$$A_{ox}^{n+} + ne^- \rightleftharpoons A_{red} \quad E_A = E_A^0 - \frac{RT}{nF} \ln \frac{[A_{red}]}{[A_{ox}^{n+}]} \quad (1.9)$$

$$B_{ox}^{n+} + ne^- \rightleftharpoons B_{red} \quad E_B = E_B^0 - \frac{RT}{nF} \ln \frac{[B_{red}]}{[B_{ox}^{n+}]} \quad (1.10)$$

Pour une réaction d'oxydo-réduction, on a donc :

$$\Delta E^0 = E_{\text{accepteur}}^0 - E_{\text{donneur}}^0 = E_A^0 - E_B^0 \quad (1.11)$$

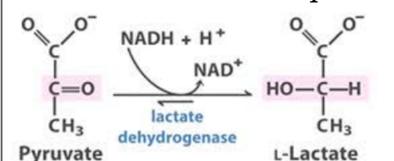
Une façon d'estimer le niveau d'oxydation d'un atome est de calculer son nombre d'oxydation. Chaque atome dans une espèce chimique possède un nombre d'oxydation (donné en chiffres romains). Celui-ci est calculé selon des règles précises :

- Atome isolé : 0
- Ion simple : valeur algébrique de leur charge
- Molécules et ions complexes : dans un composé covalent le nombre d'oxydation de chaque élément correspond à la charge restant sur l'élément une fois les électrons de liaison attribués à l'atome le plus électronégatif.

Cette méthode permet de savoir quelles sont les formes du carbone les plus oxydées et les plus réduites.

Exercice 2 : Réactions rédox

1. Soit la réaction suivante : $Cu^{2+} + Fe \leftrightarrow Fe^{2+} + Cu$. Donnez les demi-équations rédox ainsi que nombre d'oxydation de chaque espèce
2. Donnez le nombre d'oxydation des carbones dans le méthane, l'éthane, l'éthylène, l'acétate, l'éthanol, le formol
3. Donner les demi-équations rédox de la réaction suivante :

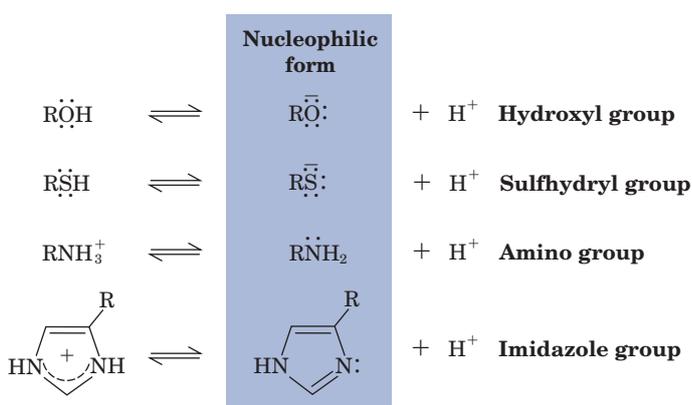


3 Les réactions organiques

Une liaison covalente peut être rompue de deux façons :

- **rupture homolytique** : la paire d'électron de la liaison covalente se partage équitablement entre les deux atomes : on obtient des radicaux qui sont des espèces très réactives. Ceci est classique dans les réactions rédox.
- **rupture hétérolytique** : la paire d'électron est conservée par l'un des deux atomes. Dans ce cas, on obtient un anion et un cation suite à la rupture. Les composés peuvent être classés en deux catégories : les **nucléophiles**, chargés négativement ou possédant une paire d'électrons libre sur sa couche externe et les **électrophiles**, chargés positivement ou avec une valence libre sur leur couche externe ou contenant un atome électronégative. Les groupes nucléophiles importants en biochimie sont les fonctions amines, hydroxyle, imidazole et sulfhydryle. Les formes nucléophiles de ces groupes sont les formes basiques. Les électrophiles les plus importants en biochimie sont les protons, les ions métalliques, les atomes de carbone dans les groupes carbonyles et les imines cationiques.

(a) Nucleophiles



(b) Electrophiles

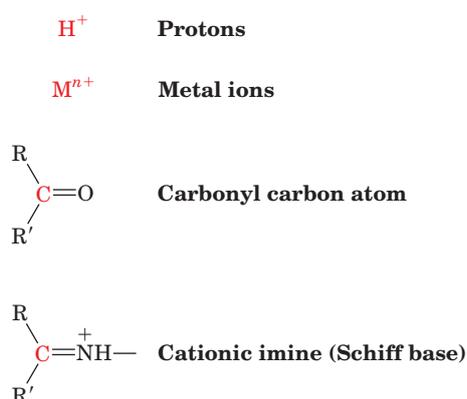


FIGURE 1.1 – Les principaux nucléophiles et électrophiles en biochimie (1)

En biochimie, il existe différents types de réactions qui vont pouvoir être identifiées :

-Les réactions de transfert de groupe : Les transferts de groupes dans les systèmes biochimiques impliquent le transfert d'un groupe électrophile d'un nucléophile à l'autre. On peut les appeler

également substitution nucléophile. Les groupes les plus fréquemment transférés dans les réactions biochimiques sont les groupement acyle, phosphoryles et glycosyles.

- **Les réactions d'oxydo-réduction** : ces réactions se traduisent par la perte ou le gain d'un électron. Dans les voies métaboliques, on observe des ruptures de liaison C-H avec perte des deux électrons de liaison qui sont transférés à un accepteur : le NAD^+ . Pour les êtres aérobies, l'accepteur terminal des électrons provenant des métabolites oxydés est le dioxygène. L'oxygène possède deux électrons célibataires à spins parallèles. Il ne peut recevoir les électrons que un par un pour compléter ses paires. Or les réactions redox transfèrent les électrons par paires. La chaîne respiratoire est, en partie, une chaîne de transfert d'électrons qui permet leur séparation et le transfert un par un au dioxygène.

-**Réactions d'élimination, d'isomérisation et de réarrangement** : Les réactions d'élimination conduisent à la formation de doubles liaisons carbone-carbone. Les substances éliminées sont le plus souvent de l'eau un alcool ou une amine primaire. Les isomérisations consistent en le déplacement d'hydrogènes intramoléculaires pour passer d'un isomère à un autre. On va observer des inter-conversions aldose-cétose, des racémisations ou épimérisations : l'hydrogène d'un centre chiral passe d'une position à une autre. Les réactions de réarrangement consistent à faire passer un groupement d'une position sur le squelette carboné à une autre. Elles sont assez rares.

- **Formation et ruptures de liaisons carbone-carbone** : C'est une des bases du métabolisme de dégradation et de synthèse. La dégradation du glucose en CO_2 nécessite la rupture de cinq liaisons carbone-carbone. La réaction inverse de synthèse du glucose implique l'addition d'un carbanion nucléophile sur un atome de carbone électrophile (groupements carbonyles sp^2 des aldéhydes, cétones, esters et CO_2).

B. L'énergie cellulaire : des composés phosphorylés et des composés réduits comme monnaie d'échange

Les formes d'énergie utilisables dans la cellule sont des molécules qui fournissent de l'énergie au sein de réactions chimiques. Cela permet de rendre favorable des réactions thermodynamiquement défavorables. Deux grands types de molécules permettent d'assurer cela [3] :

- Les NTP : les nucléotides tri-phosphates dont LA molécule fournisseur universelle d'énergie est l'ATP.
- Les co-enzymes réduits : NADH, NAPH et FADH₂.

Les réactions enzymatiques sont des réactions chimiques accélérées par les enzymes. La réaction en elle-même suit les règles de la chimie classique, l'enzyme fournit un environnement qui va permettre d'être dans les conditions nécessaires à la réaction.

1 Les nucléotides tri-phosphates

a. L'ATP

Les processus endergoniques qui assurent le maintien en vie des organismes sont rendus possibles par les réactions organiques d'oxydation des nutriments. Entre ces deux processus, existe un couplage grâce à des molécules dites "riches en énergie", une sorte de monnaie universelle. La monnaie la plus courante est un composé phosphorylé : l'ATP (figure 1.2). La dégradation de cette ATP peut se faire *via* deux réactions [3] :

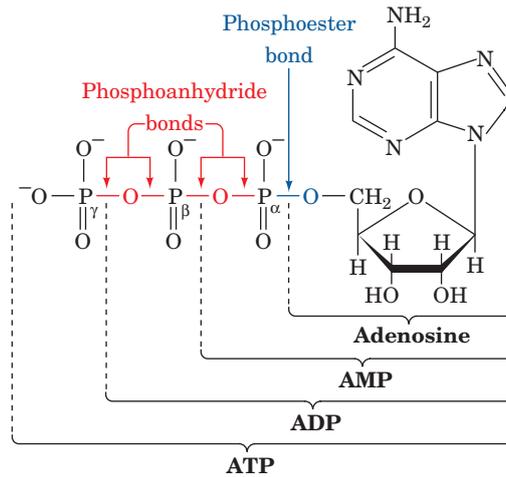
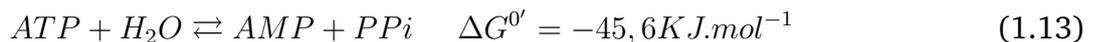
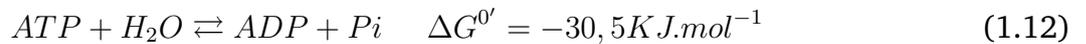


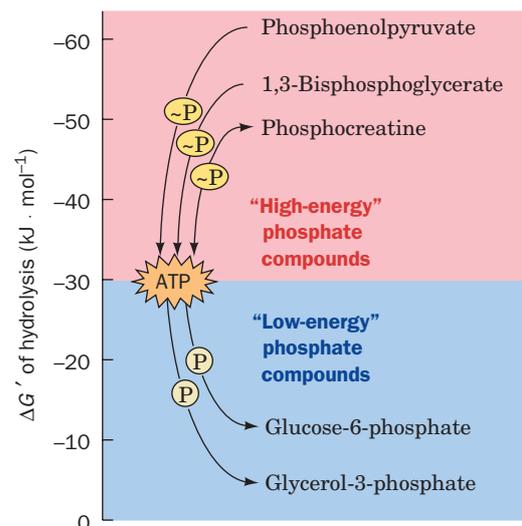
FIGURE 1.2 – Structure de l'ATP [3]



L'ATP est hydrolysé au niveau de ses liaisons phosphodiester : soit la liaison γ soit la liaison β . Ces liaisons sont des liaisons très riches en énergie mais ce ne sont pas des liaisons propres aux NTP et ce ne sont pas les seules liaisons riches en énergie. Par exemple, les liaisons thiosulfates sont encore plus riches en énergie. Il faut maintenant regarder la place de la réaction de la dégradation de l'ATP en terme d'énergie libérée par rapport à d'autres réactions d'hydrolyse du groupement phosphate (1.3).

Compound	ΔG^0 (kJ · mol ⁻¹)
Phosphoenolpyruvate	-61.9
1,3-Bisphosphoglycerate	-49.4
ATP (→ AMP + PP_i)	-45.6
Acetyl phosphate	-43.1
Phosphocreatine	-43.1
ATP (→ ADP + P_i)	-30.5
Glucose-1-phosphate	-20.9
PP _i	-19.2
Fructose-6-phosphate	-13.8
Glucose-6-phosphate	-13.8
Glycerol-3-phosphate	-9.2

Source: Mostly from Jencks, W.P., in Fasman, G.D. (Ed.), *Handbook of Biochemistry and Molecular Biology* (3rd ed.), *Physical and Chemical Data*, Vol. I, pp. 296–304, CRC Press (1976).



(a) Les ΔG^0 des principales molécules phosphorylées (b) Place de l'ATP au sein des molécules phosphorylées

FIGURE 1.3 – Enthalpies libres des molécules phosphorylées[Voet] : Les ΔG^0 donné ici sont des valeurs *in vitro* or le pH, la concentration en ions métalliques divalents et la force ionique influence ces ΔG^0 . Il semblerait qu'*in vivo* le ΔG^0 d'hydrolyse de l'ATP soit plutôt $-50 \text{ KJ} \cdot \text{mol}^{-1}$.

L'ATP ne semble pas avoir un $\Delta G^{\circ'}$ d'hydrolyse exceptionnel alors pourquoi est-il un intermédiaire réactionnel? La comparaison entre les substrats et les produits de ces réactions permettent de comprendre pour quoi ces réactions de transfert de groupe sont si exergoniques [3] :

- La stabilisation par résonance d'une liaison pyrophosphate est inférieure à celle des produits d'hydrolyse. Ceci est dû au fait que les deux groupes phosphoryles très électronégatifs sont en compétition pour l'oxygène du pont entre les deux groupes.
- Il y a un effet déstabilisateur des forces de répulsions électrostatiques entre les groupements phosphoryles comparé aux produits d'hydrolyse.
- Il semblerait qu'il y ait une plus faible énergie de solvatation d'un pyrophosphate comparé à ses produits d'hydrolyse.

Une propriété importante de l'ATP, qui lui permet de jouer son rôle, est que la plupart des liaisons pyrophosphates s'hydrolysent très facilement en solution. Dans l'ATP, la rupture des liaisons pyrophosphates nécessitent une très forte énergie d'activation ce qui rend la réaction très lente en dehors du contexte enzymatique [3].

L'ATP occupe une position intermédiaire dans la hiérarchie thermodynamique des agents de transfert de groupes phosphoryle. Ceci lui permet de servir de "canal" entre les donneurs de groupes phosphates "très riches en énergie" et les accepteurs moins "riches en énergie" [3].

b. Utilisation de l'ATP dans la cellule

Il n'existe pas de réserve d'ATP dans la cellule : la concentration en ATP suffit à satisfaire les besoins en énergie libre de la cellule pendant une ou deux minutes. Par contre, il existe un turnover permanent. Dans les cellules musculaires, dont le turnover en ATP est très élevé, il existe une réserve d'énergie libre qui permet la régénération rapide de l'ATP : la phosphocréatine. La réaction réversible est catalysée par la créatine kinase [3].

L'hydrolyse de l'ATP est utilisée dans de nombreuses fonctions cellulaires :

- **Réactions métaboliques** : activation de voie catabolique ou réalisation de voies de biosynthèse non favorables
- **Voies de signalisation** : La phosphorylation de protéines modifient leurs propriétés biochimique (structure) et souvent leur état d'activation.
- **Transports primaires** : L'ATP fournit l'énergie pour transporter les molécules contre leurs gradients électrochimique dans les transports primaires. Souvent, l'hydrolyse de l'ATP entraîne un changement de conformation du transporteur permettant le passage des molécules.
- **Cytosquelette** : L'hydrolyse de l'ATP permet des modification de conformation de protéines associées au cytosquelette pour le mouvement mais intervient aussi dans la polymérisation/dépolymérisation de l'actine.

Les mêmes fonctions peuvent être assurées par le GTP (GTPases des voies de signalisation, dépolymérisation des microtubules par exemple) ou l'UTP (essentiel dans la synthèse des poly-osides comme le glycogène). La conversion entre GTP, UTP et ATP est énergétiquement neutre.

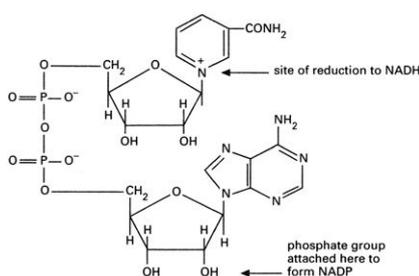
2 Réactions REDOX : Les cofacteurs réduits

La dégradation des molécules organiques correspond à des réactions d'oxydations favorables et fournissent de l'énergie alors que la synthèse des molécules organiques nécessite des réactions de réductions défavorables qui nécessitent de fournir de l'énergie [3].

a. Place du NAD/NADP au niveau des potentiels redox

Le tableau suivant présente les E^0 standards de quelques couples redox importants en biochimie. On peut observer que le plus fort agent oxydant du tableau est le dioxygène. Les électrons ont tendance à transférer du bas vers le haut du tableau. Les ions Fe^{3+} ont un potentiel différent selon le contexte protéique et co-enzymatique. Cela montre l'importance des enzymes dans le transfert des électrons. Le NADH et le NADPH sont des agents essentiellement réducteurs qui peuvent fournir des électrons à de nombreux couples situés en haut du tableau [3] (figure 1.4).

Half-Reaction	E^0 (V)
$\frac{1}{2}O_2 + 2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons H_2O$	0.815
$NO_3^- + 2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons NO_2^- + H_2O$	0.42
Cytochrome $a_3(Fe^{3+}) + e^- \rightleftharpoons$ cytochrome $a_3(Fe^{2+})$	0.385
$O_2(g) + 2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons H_2O_2$	0.295
Cytochrome $a(Fe^{3+}) + e^- \rightleftharpoons$ cytochrome $a(Fe^{2+})$	0.29
Cytochrome $c(Fe^{3+}) + e^- \rightleftharpoons$ cytochrome $c(Fe^{2+})$	0.235
Cytochrome $c_1(Fe^{3+}) + e^- \rightleftharpoons$ cytochrome $c_1(Fe^{2+})$	0.22
Cytochrome $b(Fe^{3+}) + e^- \rightleftharpoons$ cytochrome $b(Fe^{2+})$ (mitochondrial)	0.077
Ubiquinone + $2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ ubiquinol	0.045
Fumarate ⁻ + $2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ succinate ⁻	0.031
FAD + $2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ FADH ₂ (in flavoproteins)	-0.040
Oxaloacetate ⁻ + $2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ malate ⁻	-0.166
Pyruvate ⁻ + $2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ lactate ⁻	-0.185
Acetaldehyde + $2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ ethanol	-0.197
FAD + $2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ FADH ₂ (free coenzyme)	-0.219
$S + 2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons H_2S$	-0.23
Lipoic acid + $2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ dihydrolipoic acid	-0.29
$NAD^+ + H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ NADH	-0.315
$NADP^+ + H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ NADPH	-0.320
Cystine + $2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ 2 cysteine	-0.340
Acetoacetate ⁻ + $2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ β -hydroxybutyrate ⁻	-0.346
$H^+ + e^- \rightleftharpoons \frac{1}{2}H_2$	-0.421
$SO_4^{2-} + 2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ $SO_3^{2-} + H_2O$	-0.454
Acetate ⁻ + $3H^+ + 2e^- \rightleftharpoons$ acetaldehyde + H_2O	-0.581



(a) Structure NAD(P)H

(b) Potentiels redox

FIGURE 1.4 – Potentiels rédox [3]

b. Utilisation des cofacteurs réduits

Il existe trois grands co-facteurs réduits [3] :

- le NADPH : source d'énergie dans les voies de biosynthèse
- le NADH : produit lors des voies cataboliques et utilisé par la chaîne respiratoire uniquement. Le trop plein de NADH dans le cytoplasme est absorbé par la fermentation.

— le FADH₂ : le plus souvent associé avec une enzyme, sert de transporteur d'électron transitoire.

C. Production ou utilisation d'énergie

1 Production et utilisation d'énergie peut se faire *via* un couplage chimique

Le couplage chimique de deux réactions permet le synthèse de molécules [3] :

- soit la synthèse de NTP ou de cofacteurs réduits à partir de la dégradation de nutriments afin d'obtenir une forme d'énergie utilisable par la cellule (1.5)
- soit la synthèse d'une biomolécule en utilisant l'énergie de dégradation d'une autre molécule de plus haut potentiel énergétique : un cofacteur réduit (NADPH) ou un NTP (principalement l'ATP) par exemple.

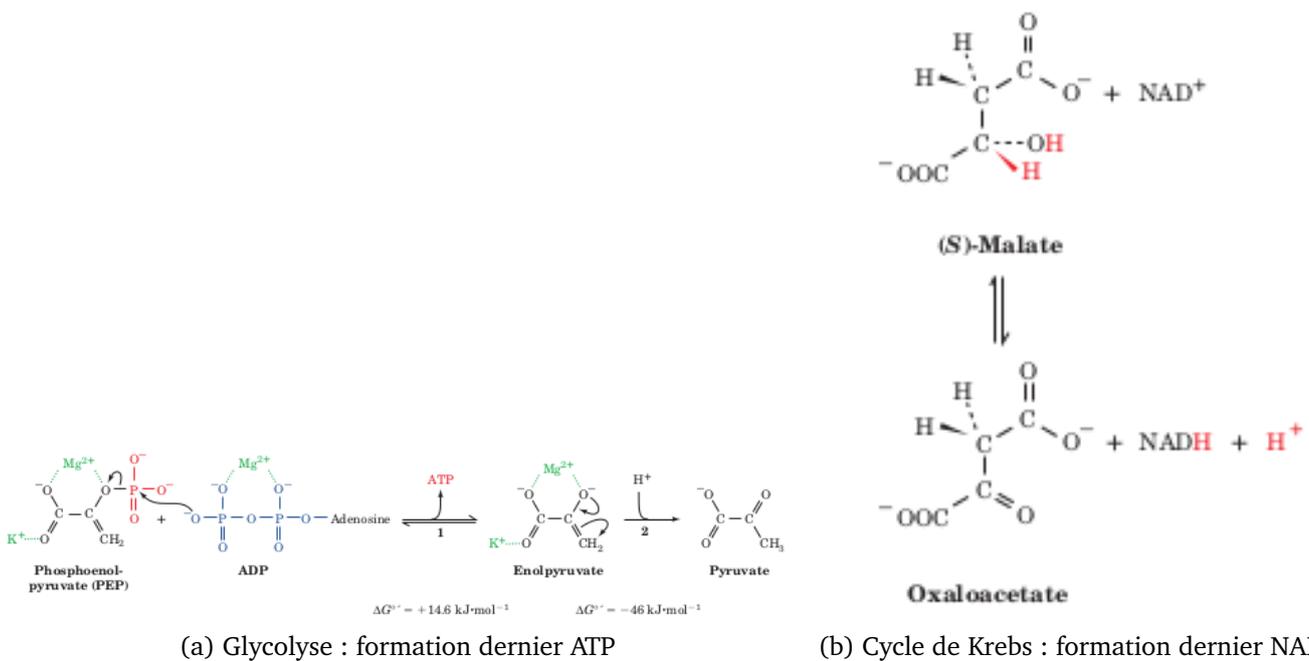
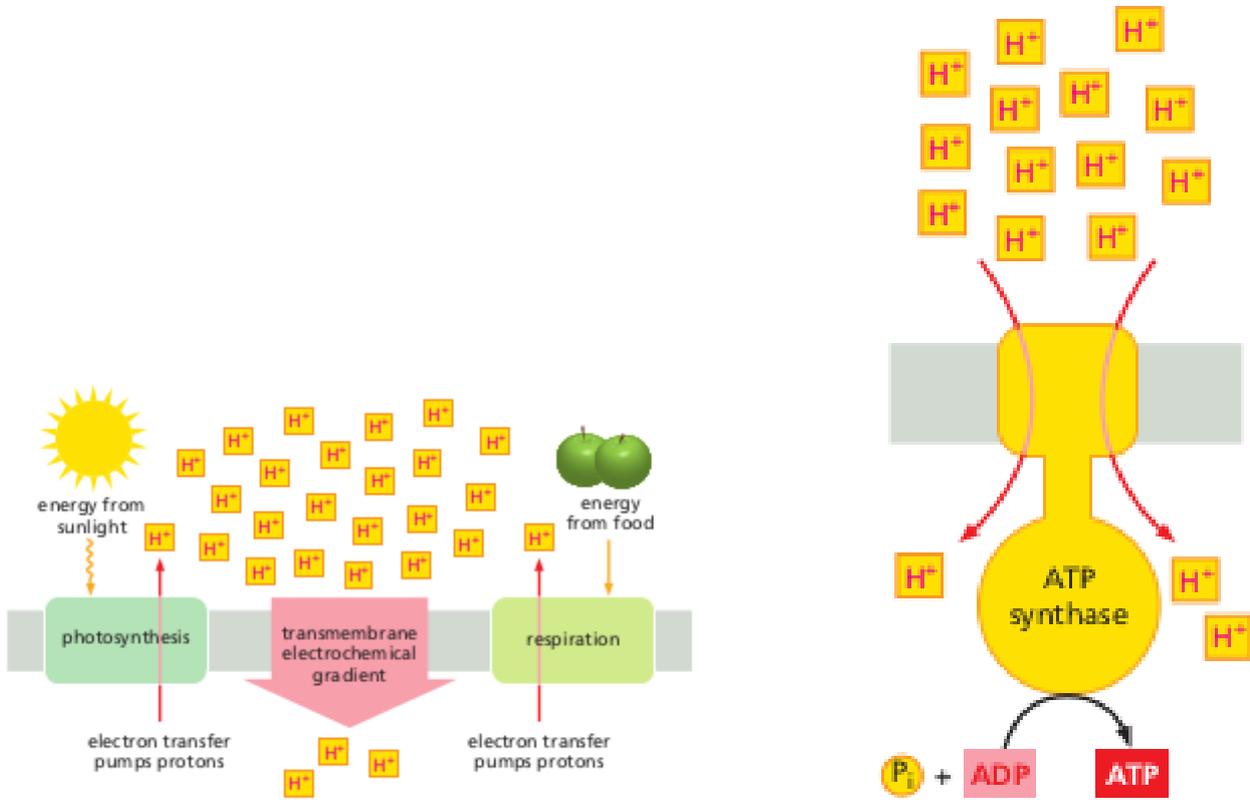


FIGURE 1.5 – Réactions de production d'ATP et de NADH par couplage chimique [3]

2 La production d'énergie peut se faire *via* un couplage chimio-osmotique

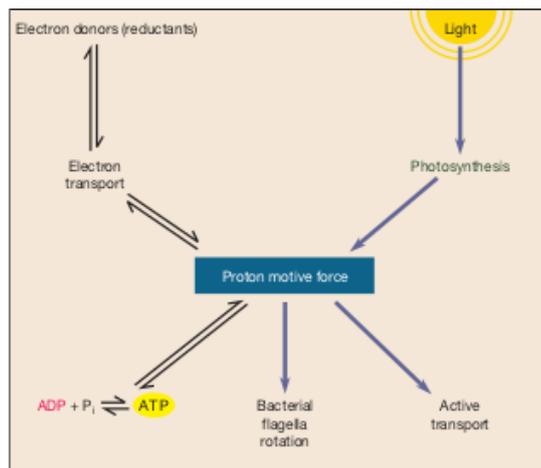
Les chaînes de transfert d'électrons permettent la production d'ATP *via* un couplage appelé chimio-osmotique (Figure 1.6, [1]). Cela prend trois étapes :

- Une succession de réactions redox favorables
- L'énergie de ces réactions redox permet le transfert de protons et la création d'un gradient électro-chimique de protons
- La dissipation du gradient permet la production d'ATP. Il peut aussi être utilisé pour le transport de molécules.



(a) Réactions redox entraîne gradient H^+

(b) gradient H^+ entraîne synthèse ATP



(c) la force protomotrice dans les voies métaboliques

FIGURE 1.6 – Réactions de production d'ATP et de NADH par couplage chimique [1]

D. Deux grands types de voies métaboliques

Dans les cellules eucaryotes, les voies catabolique ou de dégradation fournissent l'énergie cellulaire sous forme d'ATP ou de NADPH afin d'alimenter les voie anaboliques ou de biosynthèse (figure 1.7).

Définition 1 : **Voie métabolique** : série de réactions enzymatiques successives qui forment des produits spécifiques

Définition 2 : **Métabolites** : substrats, intermédiaires ou produits des voies métaboliques

Définition 3 : **Catabolisme** : voies métaboliques qui assurent la synthèse d'énergie par la dégradation de métabolites complexes en métabolites simples. C'est un terme utilisé surtout pour les chimoorganotrophes qui utilisent les molécules organiques comme source d'énergie

Définition 4 : **Anabolisme** : voies métaboliques qui assurent la biosynthèse. L'anabolisme consite le plus souvent en réactions endergoniques (défavorables) qui sont possibles par couplage avec la dégradation de NTP ou du NADPH

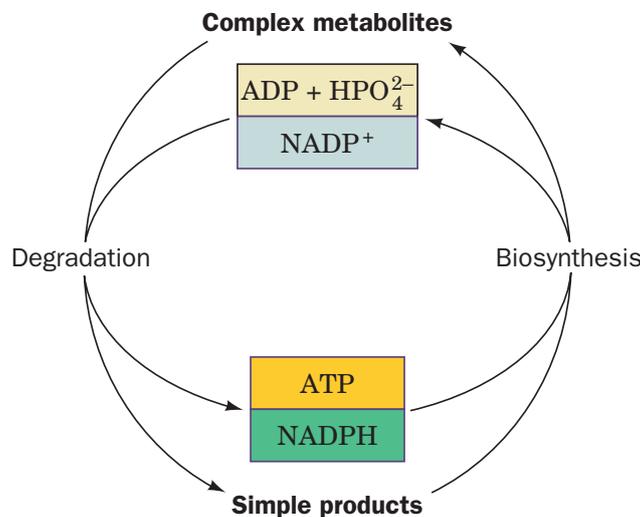


FIGURE 1.7 – Lien entre catabolisme et anabolisme [3]

Dans les organismes pluricellulaires, les réactions cataboliques ont lieu dans toutes les cellules afin de fournir de l'énergie à part quelques voies comme la voie des pentoses qui est spécifique des cellules hépatiques. Les voies anaboliques peuvent être impliquées dans des processus "housekeeping" de la cellule comme la biosynthèse des protéines ou alors faire partie de voie spécifiques au type cellulaire (biosynthèse acides gras spécifique foie et tissu adipeux) (figure 1.8, 1).

Chez les procaryotes, l'organisation des réactions métaboliques est organisée dans la cellule même si celle-ci n'est pas compartimentée

Table 16-1 Metabolic Functions of Eukaryotic Organelles

Organelle	Function
Mitochondrion	Citric acid cycle, electron transport and oxidative phosphorylation, fatty acid oxidation, amino acid breakdown
Cytosol	Glycolysis, pentose phosphate pathway, fatty acid biosynthesis, many reactions of gluconeogenesis
Lysosomes	Enzymatic digestion of cell components and ingested matter
Nucleus	DNA replication and transcription, RNA processing
Golgi apparatus	Post-translational processing of membrane and secretory proteins; formation of plasma membrane and secretory vesicles
Rough endoplasmic reticulum	Synthesis of membrane-bound and secretory proteins
Smooth endoplasmic reticulum	Lipid and steroid biosynthesis
Peroxisomes (glyoxisomes in plants)	Oxidative reactions catalyzed by amino acid oxidases and catalase; glyoxylate cycle reactions in plants

FIGURE 1.8 – Répartition des voies dans les organites [3]

Schéma bilan 1 : Principes des échanges d'énergie cellulaire

Faites un schéma bilan sur la production et l'utilisation de l'énergie dans la cellule en incluant les lois de chimie.

II. Les types trophiques

A. Types trophiques et besoins des organismes

Définition 5 : Le type trophique de chaque organisme est décrit par sa source d'énergie, sa source d'électron et ses sources de matières (azote, de carbone, d'oxygène par exemple).

La diversité du métabolisme des micro-organismes reflète la diversité des écosystèmes existants. Nous décrivons ici de manière succincte les grandes caractéristiques qui définissent le type trophique [Prescott2].

Table 5.2 Major Nutritional Types of Microorganisms				
Nutritional Type	Carbon Source	Energy Source	Electron Source	Representative Microorganisms
Photolithoautotrophy (photolithotrophic autotrophy)	CO ₂	Light	Inorganic e ⁻ donor	Purple and green sulfur bacteria, cyanobacteria
Photoorganoheterotrophy (photoorganotrophic heterotrophy)	Organic carbon, but CO ₂ may also be used	Light	Organic e ⁻ donor	Purple nonsulfur bacteria, green nonsulfur bacteria
Chemolithoautotrophy (chemolithotrophic autotrophy)	CO ₂	Inorganic chemicals	Inorganic e ⁻ donor	Sulfur-oxidizing bacteria, hydrogen-oxidizing bacteria, methanogens, nitrifying bacteria, iron-oxidizing bacteria
Chemolithoheterotrophy or mixotrophy (chemolithotrophic heterotrophy)	Organic carbon, but CO ₂ may also be used	Inorganic chemicals	Inorganic e ⁻ donor	Some sulfur-oxidizing bacteria (e.g., <i>Beggiatoa</i>)
Chemoorganoheterotrophy (chemoorganotrophic heterotrophy)	Organic carbon	Organic chemicals often same as C source	Organic e ⁻ donor, often same as C source	Most nonphotosynthetic microbes, including most pathogens, fungi, many protists, and many archaea

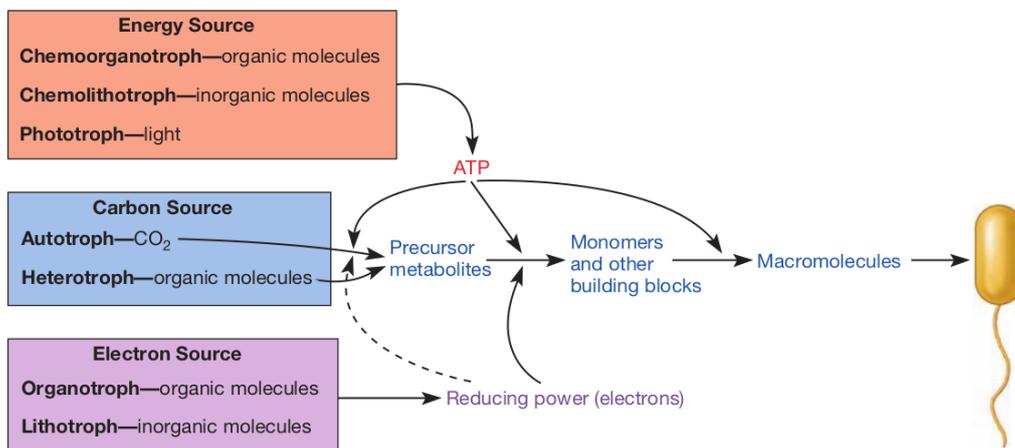


FIGURE 1.9 – Les types trophiques chez les microorganismes [4]

1 La source d'énergie

L'énergie est nécessaire aux organismes afin d'effectuer des réactions chimiques défavorables comme fabriquer des biomolécules, pour se mouvoir, pour concentrer des nutriments à l'intérieur de la cellule et pour de nombreux autres processus qui sont thermodynamiquement défavorables. L'énergie est le prix à payer pour rendre ces processus thermodynamiquement favorables. La forme d'énergie universelle utilisable pour la cellule est l'ATP.

Trois sources d'énergie peuvent être utilisées : la lumière (phototrophie), les molécules organiques (chimioorganotrophie) ou les molécules inorganiques (chimolithotrophie) [4].

2 La source d'électrons

La source d'électron peut être de deux types : les molécules organiques (organotrophes) et les molécules inorganiques (lithotrophes). Ces molécules réduites sont oxydées lors des réactions métaboliques et les électrons générés sont transférés à un accepteur final. Si l'accepteur final est exogène, l'organisme est capable de respiration : aérobie si l'accepteur est l'oxygène, anaérobie si l'accepteur est une autre molécule. Si l'accepteur final est endogène, uniquement pour les chimioorganotrophes, alors c'est une fermentation. Dans ce cas, l'accepteur final est souvent le pyruvate, produit de la glycolyse (dégradation des sucres)[4].

Les électrons ne sont pas transférés directement du donneur vers l'accepteur : ils vont permettre de former des pouvoirs réducteurs utilisables par les étapes de réduction nécessaires à la biosynthèse (NADPH) et/ou former un gradient de concentration ionique et/ou former de l'ATP [4].

3 La source de carbone et d'azote

La source de carbone ou d'azote peut être inorganique et dans ce cas, on dit que l'organisme est autotrophe vis à vis du carbone ou autotrophe vis à vis de l'azote. La source peut être organique et dans ce cas l'organisme est hétérotrophe vis à vis de l'azote ou hétérotrophe vis à vis du carbone. Souvent, par défaut, quand il n'est pas précisé vis à vis de quel élément l'organisme est autotrophe ou hétérotrophe c'est que l'élément considéré est le carbone (même si c'est une très mauvaise habitude)[4].

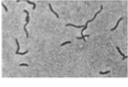
Lorsqu'une molécule exogène azotée ou soufrée par exemple sert d'accepteur final des électrons, on parle d'**utilisation dissimilative** des dérivés de l'azote ou du soufre. Quand cette même molécule est une source de matière, on parle d'utilisation **assimilative** [4].

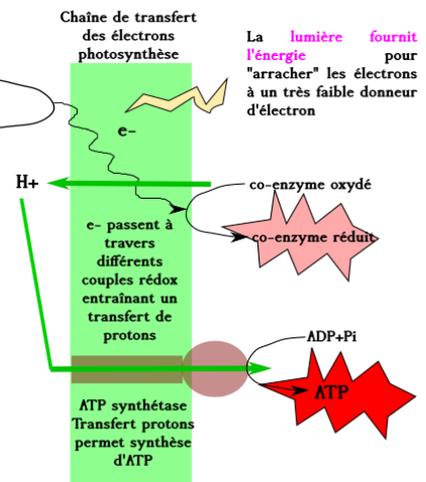
B. Organisation du métabolisme dans les différents types trophiques

1 La phototrophie

La phototrophie est définie par la source d'énergie qui provient de la lumière. Les ondes lumineuses sont captées par des pigments qui voient leur état énergétique modifié. Ces pigments prennent alors un électron depuis un donneur d'électron qui est alors oxydé. En absence d'énergie lumineuse l'oxydation de ce donneur n'est pas une réaction qui a lieu dans la cellule. Les électrons sont alors transférés à travers une chaîne de transport d'électrons. En bout de chaîne, le ou les électrons sont transférés à un accepteur final d'électron souvent un co-enzyme. L'énergie des oxydations successives fournit l'énergie nécessaire à l'accumulation de protons d'un côté de la membrane. La dissipation du gradient de protons à travers l'ATP synthase fournit l'énergie nécessaire à la synthèse d'ATP [4].

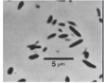
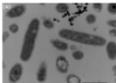
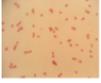
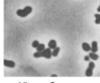
La source d'électron peut être une molécule organique et dans ce cas l'organisme est photoorganotrophe comme la bactérie *Rhodospirillum rubrum* (Donneur : succinate). La source d'électron peut être une molécule inorganique et dans ce cas l'organisme est photolithotrophe comme *Chlorobium ferrooxidans* (donneur Fe II) ou comme les Cyanobactéries et les végétaux dont le donneur d'électron est l'eau [4].

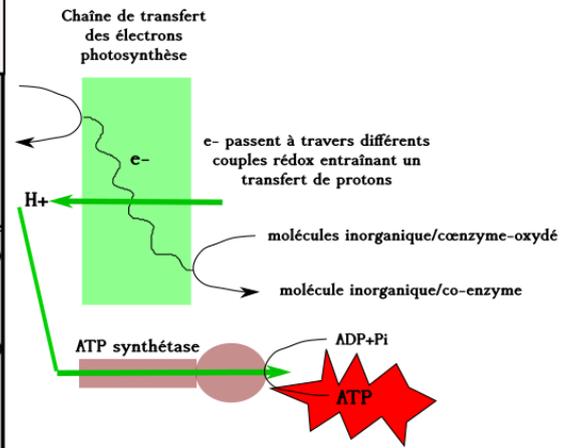
PHOTOORGANOTROPHIE	PHOTOLITHOTROPHIE			Donneur électron "faible"
Donneur électron organique	Donneur électron inorganique			Niveau énergétique trop bas pour fournir seul de l'énergie
Molécule organique réduite (SUCCINATE)	Fe (II)	H ₂ S, S ⁰ , H ₂	H ₂ O	réduit
Molécule organique oxydée	Fe (III)	H ₂ S, S ⁰ , H ₂	O ₂	oxydé
Bactéries pourpre non sulfureuses	Photoferrotrophes	Bactéries pourpre sulfureuses	Cyanobactérie	Type micro-organisme
Rhodospirillaceae	<i>Chlorobium</i> <i>Rhodobacter</i>	<i>Tbiospirillum</i> ,	<i>Chroococcus</i>	Exemple (genre)
				Exemple (espèce)
<i>Rhodospirillum rubrum</i>	<i>Chlorobium ferrooxidans</i>	<i>Tbiospirillum jenense</i>	<i>Chroococcus turgidus</i>	
Gram-negative, 0,8- 1 µm	Gram-negative, 0,5 x 1,0-1,5 µm	Gram-negative, 3 x 20 µm	Gram-negative, 20 µm	



2 La chimiolithotrophie

La chimiolithotrophie est définie par la source d'énergie qui provient d'une molécule chimique. Cette molécule est aussi le donneur d'électron. Si cette molécule chimique est une molécule inorganique alors l'organisme est chimiolithotrophe. Dans ce cas, le donneur d'électron est un donneur fort qui s'oxyde spontanément. Le ou les électrons sont transférés à des couples rédox d'une chaîne de transfert d'électrons. En bout de chaîne, le ou les électrons sont transférés à un accepteur final d'électron qui est une molécule inorganique ou un co-enzyme. L'énergie des oxydations successives fournit l'énergie nécessaire à l'accumulation de protons d'un côté de la membrane. La dissipation du gradient de protons à travers l'ATP synthase fournit l'énergie nécessaire à la synthèse d'ATP [4].

Donneur électron inorganique "fort" Niveau énergétique suffisant pour fournir de l'énergie				
H ₂	H ₂ S, S ⁰ , thiosulfate	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	réduit
H ⁺	sulfate, sulfites	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	oxydé
Archabactérie Methanogène	sulfo-bactéries	Bactéries Nitrifiantes	Bactéries Nitrifiantes	Type de micro-organisme
<i>Méthanobacterium</i>	<i>Thiobacillus</i>	<i>Nitrosococcus</i>	<i>Nitrobacter</i>	Exemple (genre)
				Exemple (espèce)
<i>Methanobacterium thermoautotrophicum</i>	<i>Thiobacillus thiophilus</i>	<i>Nitrosococcus wardiae</i>	<i>Nitrobacter agilis</i>	
2.5 µm	gram-negative 1 µm	gram-negative 1 µm	gram-negative 1 µm	

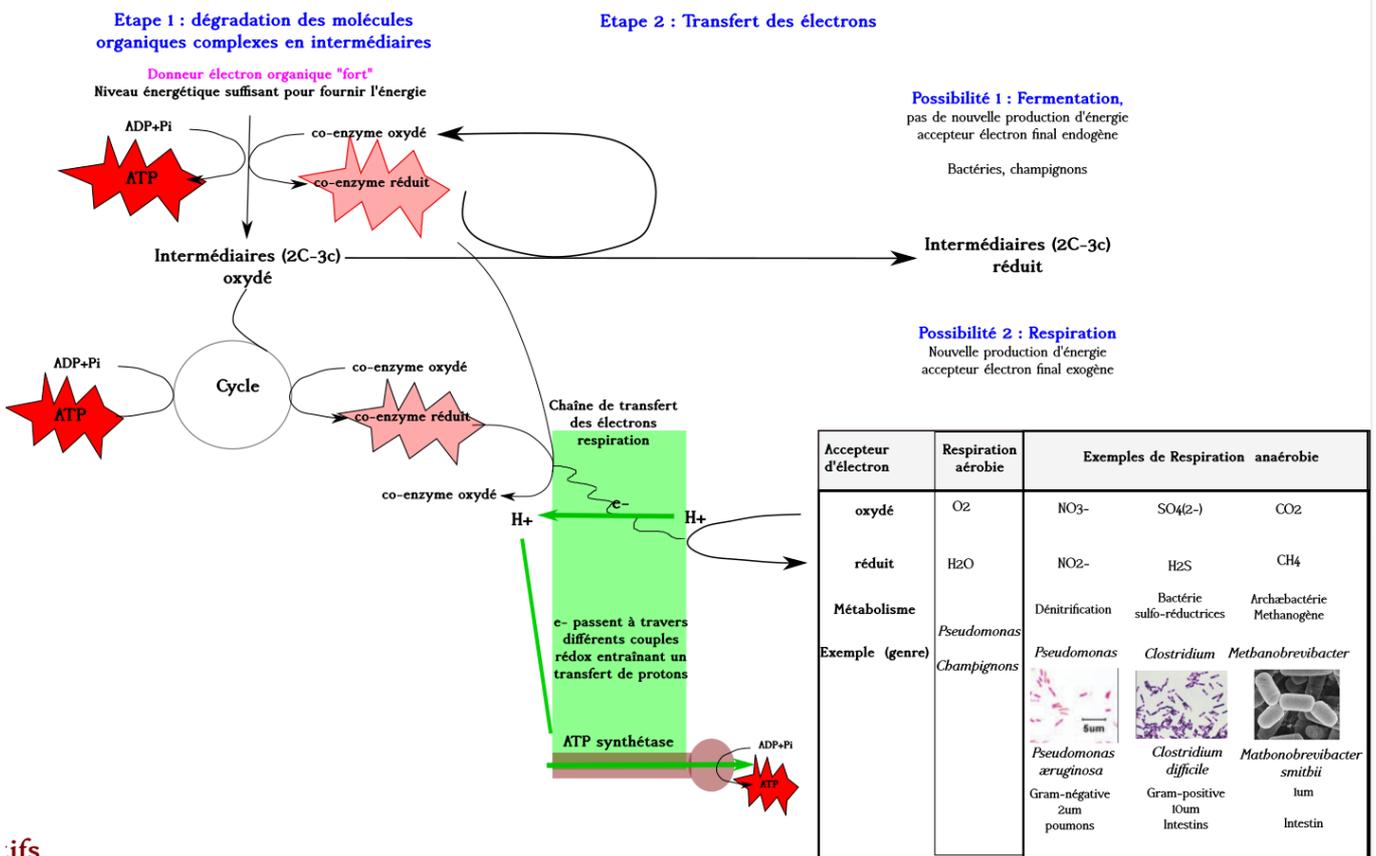


3 La chimioorganotrophie

La chimiotrophie est définie par la source d'énergie qui provient d'une molécule chimique. Cette molécule est aussi le donneur d'électron. Si cette molécule chimique est une molécule organique alors l'organisme est chimioorganotrophe comme les animaux par exemple ou les décomposeurs chez les micro-organismes. Dans le cas de la chimio-organotrophie, la récupération de l'énergie peut passer par des couplages chimiques et /ou des couplages chimio-osmotiques [4].

Dans le cas de la fermentation, l'accepteur final d'électrons est une molécules organique. Cette molécule est souvent un produit du catabolisme comme le pyruvate en fin de glycolyse. Dans ce cas, il y a uniquement du couplage chimique [4].

Dans le cas de la respiration, le ou les électrons sont transférés par couplage chimique à un co-enzyme (NAD ou FAD) qui alimentent une chaîne de transfert d'électrons. L'accepteur final est une molécule inorganique : l'oxygène chez les espèces aérobies mais cela peut être une autre molécules chez les espèces anaérobie. Par exemple, *Pseudomonas aeruginosa* "respire les nitrates". L'énergie des oxydations successives fournit l'énergie nécessaire à l'accumulation de protons d'un côté de la membrane. La dissipation du gradient de protons à travers l'ATP synthase fournit l'énergie nécessaire à la synthèse d'ATP [4].



Exercice 3 : Comparaison du rendement énergétique de la respiration aérobie et anaérobie [2]

La bactérie dénitrifiante est une bactérie chimio-organotrophe anaérobie stricte. Elle possède néanmoins une chaîne de transporteurs d'électrons lui permettant de respirer avec comme accepteur final d'électron est l'ion nitrate (NO_3^-) qui est réduit en nitrite (NO_2^-). La dégradation des sucres mène à la production de NADH qui alimente la chaîne respiratoire.

1. Écrire l'équation bilan de la chaîne respiratoire
2. Calculer la variation d'enthalpie libre standard
3. Comparer à la variation d'enthalpie de la respiration avec comme accepteur final l'oxygène.

Données :

- $E'_{0(NADH/NAD^+)} = -0,32V$
- $E'_{0(\frac{1}{2}O_2/H_2O)} = 0,81V$
- $E'_{0(NO_3^-/NO_2^-)} = -0,42V$
- $F = 96500C$

4 Autotrophie ou hétérotrophie

L'autotrophie est la capacité à intégrer un macro-élément dans les molécules organiques à partir d'une molécule inorganique. Par exemple, les végétaux sont autotrophe par rapport au carbone car ils utilisent le CO_2 comme source de carbone pour leurs molécules [4].

L'hétérotrophie est la nécessité pour l'organisme d'utiliser des molécules organiques comme sources de macroéléments pour ses propres molécules. par exemple, les animaux transforment les nutriments au sein des cellules en acétyl-co-A (molécule à deux carbones) qui est la brique pour fabriquer des lipides [4].

Obtention molécules complexes : voies anaboliques métabolismes assimilatifs

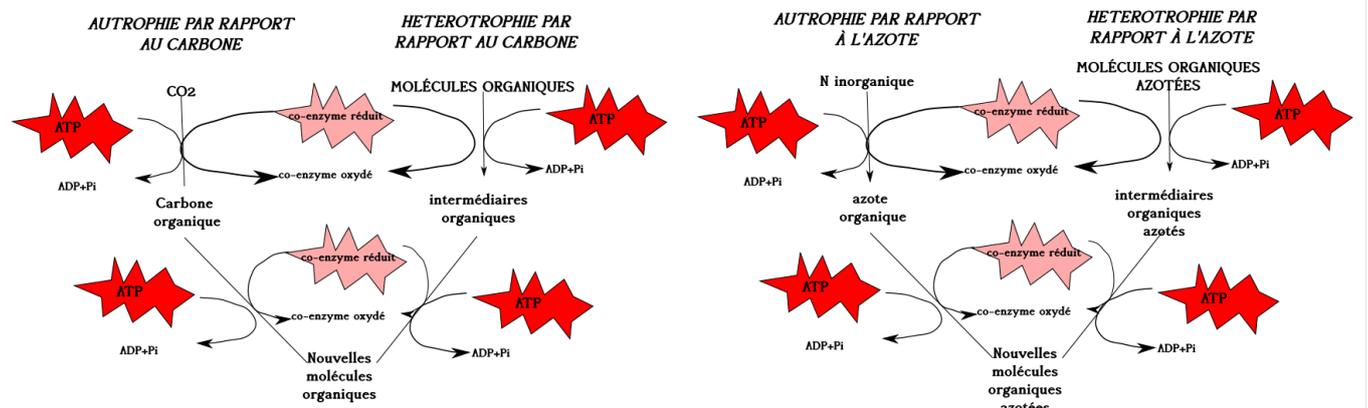


Schéma bilan 2 : Les types trophiques

Faites un schéma bilan sur les types trophiques

III. Types trophiques et écosystèmes : le point sur les micro-organismes

A. Rôle des métabolismes dans les cycles biogéochimiques

Tous les micro-organismes partagent trois besoins principaux : une source d'énergie, une source d'électron et une ou des source(s) de matière. Ils vont trouver ceux-ci dans leur environnement immédiat, les utiliser pour assurer leurs fonctions vitales. Chaque micro-organisme va aussi rejeter des déchets que son métabolisme ne peut pas prendre en charge : des produits de dégradation incomplets ou alors des accepteurs d'électrons réduits. Chaque micro-organisme, lorsqu'il meure laisse aussi de la matière organique inerte qui peut être utilisée par d'autres espèces (décomposition). Chaque élément qui va être utilisé par un micro-organisme, sera donc modifié puis rendu à l'environnement sous une forme différente (le plus souvent par l'intermédiaire de réactions d'oxydo-réduction). Cette nouvelle forme pourra être réutilisée par une autre espèce ou participer de nouveau à la composition de l'atmosphère, des sols, des roches. Ces cycles se font dans un temps court même si certaines activités microbiennes peuvent être figées dans des roches pendant un temps plus long. Le tableau ci-dessous présente les structures que l'activité microbienne ont influencé [4].

Roche	Micro-organisme	processus	date	Image
Pétrole	plancton	sédimentation océanique	20 à 350 millions d'années	
stromatolite	biofilms	précipitation carbonate autour de micro-organismes	3,8 milliards d'années à nos jours	
fer rubané	procaryotes et biofilms	Précipitation de fer autour de cohorte de bactéries feroxidante	Essentiellement avant apparition O ₂ (environ 2.34 milliards d'années) et un peu lors des épisodes de Terre boule de neige (700 et 500 millions d'années)	 (ENS lyon)
Calcaire oolithique	Micro-organisme planctonique et biofilms	Sédimentation de plateforme continentale	jusqu'à aujourd'hui	

TABLE 1.1 – Quelques roches dont la formation est influencée par les micro-organismes

Les macro-éléments sont disponibles dans l'environnement sous des formes inorganiques à des niveaux de réduction variés. Les formes les plus réduites sont celles les plus susceptibles de fournir de l'énergie ou des électrons alors que les formes les plus oxydées sont les formes susceptibles de

jouer le rôle d'accepteur d'électrons [4].

Table 27.1 The Major Forms of Carbon, Nitrogen, Sulfur, and Iron Important in Biogeochemical Cycling						
Cycle	Significant Gaseous Component Present?	Major Forms and Valences				
		Reduced Forms	Intermediate Oxidation State Forms			Oxidized Forms
C	Yes	Methane: CH ₄ (-4)	Carbon monoxide CO (+2)		CO ₂ (+4)	
N	Yes	Ammonium: NH ₄ ⁺ , organic N (-3)	Nitrogen gas: N ₂ (0)	Nitrous oxide N ₂ O (+1)	Nitrite: NO ₂ ⁻ (+3)	Nitrate: NO ₃ ⁻ (+5)
S	Yes	Hydrogen sulfide: H ₂ S, SH groups in organic matter (-2)	Elemental sulfur: S ⁰ (0)	Thiosulfate: S ₂ O ₃ ²⁻ (+2)	Sulfite: SO ₃ ²⁻ (+4)	Sulfate: SO ₄ ²⁻ (+6)
Fe	No	Ferrous iron: Fe ²⁺ (+2)				Ferric iron: Fe ³⁺ (+3)

Note: The carbon, nitrogen, and sulfur cycles have significant gaseous components, and these are described as gaseous nutrient cycles. The iron cycle does not have a gaseous component, and this is described as a sedimentary nutrient cycle. Major reduced, intermediate oxidation state, and oxidized forms are noted, together with valences.

FIGURE 1.10 – Les formes inorganiques des macro-éléments selon leur degré d'oxydation [4]

1 Le cycle du carbone

Le cycle du carbone est certainement le plus central. En effet, le carbone (avec l'hydrogène) est l'atome à la base des molécules organiques. Il est donc au cœur des processus du vivant. De plus, d'un point de vue plus global, le carbone inorganique est trouvé sous trois formes gazeuses : le dioxyde de carbone CO_2 , le monoxyde de carbone CO et le méthane CH_4 (de la forme la plus oxydée à la forme la plus réduite). L'activité des micro-organismes peuvent donc contribuer à la composition gazeuse de l'atmosphère. La décomposition de micro-organismes a aussi été à l'origine de combustibles fossiles comme le pétrole [4].

a. Fixation du carbone CO_2 dans la matière organique

Un cycle n'a ni début ni fin. Comme il faut bien commencer la description, nous commencerons par la fixation du CO_2 par les espèces autotrophes pour le carbone. Ces espèces convertissent le CO_2 en matière organique. Même si la fixation du CO_2 est majoritairement attribué aux végétaux, en réalité au moins la moitié du CO_2 fixé est dû à des micro-organismes phototrophes tout particulièrement des procaryotes (cyanobactéries) ou des protistes marins. Des micro-organismes chimiolithotrophes autotrophes vis à vis du carbone participent aussi à la fixation du CO_2 . Tous ces processus vont participer à la formation de la matière organique et peuvent avoir lieu selon les espèces en aérobiose ou en anaérobiose [4].

b. Dégradation du carbone organique

Cette matière organique pourra être dégradée de nouveau en CO_2 par des processus de respiration (aérobie ou anaérobie) ou de fermentation (anaérobie) [4].

c. Conversion en méthane

Certaines espèces d'archaeobactéries, dites méthanogènes, sont capables soit de réduire le CO_2 en méthane par un processus de respiration anaérobie. Le CO_2 joue le rôle d'accepteur d'électron de la chaîne respiratoire. Ce sont aussi des autotrophes qui utilisent le CO_2 comme source de carbone. Leur source d'électron est le dihydrogène (H_2). D'autres méthanogènes peuvent avoir

comme accepteur final d'électron un composé organique (comme les composés méthylés) et libérer ainsi du méthane (fermentation) [4].

Dans une colonne d'eau, le méthane remonte et est oxydé dans la zone oxygénée en CO_2 . Malgré tout, dans certaines configurations, le méthane peut être relargué dans l'atmosphère : les rizières, le tube digestif des ruminants, les plaines, les mines de charbon ou encore le tube digestif des termites. Cela contribue à l'effet de serre [4].

d. Consommation et fixation du méthane

Ce méthane peut aussi être consommé par des espèces dites méthanotrophes qui se servent du méthane comme source d'énergie et de matière (chimolithotrophes) [4].

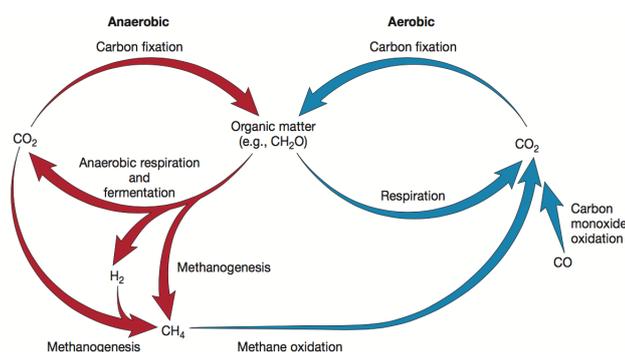


Table 27.2		Complex Organic substrate Characteristics That Influence Decomposition and Degradability							
Substrate	Basic Subunit	Linkages (if Critical)	Elements Present in Large Quantity					Degradation	
			C	H	O	N	P	With O_2	Without O_2
Starch	Glucose	$\alpha(1\rightarrow4)$ $\alpha(1\rightarrow6)$	+	+	+	-	-	+	+
Cellulose	Glucose	$\beta(1\rightarrow4)$	+	+	+	-	-	+	+
Hemicellulose	C6 and C5 monosaccharides	$\beta(1\rightarrow4)$, $\beta(1\rightarrow3)$, $\beta(1\rightarrow6)$	+	+	+	-	-	+	+
Lignin	Phenylpropane	C-C, C-O bonds	+	+	+	-	-	+	-
Chitin	N-acetylglucosamine	$\beta(1\rightarrow4)$	+	+	+	+	-	+	+
Protein	Amino acids	Peptide bonds	+	+	+	+	-	+	+
Hydrocarbon	Aliphatic, cyclic, aromatic		+	+	-	-	-	+	+/-
Lipids	Glycerol, fatty acids; some contain phosphate and nitrogen	Esters, ethers	+	+	+	+	+	+	+
Microbial biomass		Varied	+	+	+	+	+	+	+
Nucleic acids	Purine and pyrimidine bases, sugars, phosphate	Phosphodiester and N-glycosidic bonds	+	+	+	+	+	+	+

FIGURE 1.11 – Vue simplifiée du cycle "court" du carbone et du devenir de la dégradation de la matière organique [4]

2 le cycle de l'azote

a. Fixation de l'azote atmosphérique

Comme pour le carbone, le cycle de l'azote commence par la fixation de l'élément gazeux : le di-azote N_2 . Cette fixation est uniquement due à des espèces procaryotes. Certaines espèces comme *Nitrobacter* ou *Trichodesmium* fixent le N_2 de façon aérobie alors que les *clostridi* fixent l'azote de façon anaérobie. La fixation la plus étudiée du di-azote est la fixation due à des procaryotes symbiotes des légumineuses comme par exemple les *rhizobia* (cf III) [4].

Le produit de cette fixation est NH_3 qui entre dans la matière organique sous forme de groupement amine. La réduction du N_2 en NH_3 nécessite huit électrons et donc une très grande quantité d'énergie. Cette réduction est impossible en milieu oxydant soit en présence de di-oxygène. L'enzyme responsable la nitrogénase doit donc toujours être protégée de l'oxygène et la stratégie employée dépend de l'espèce (exemple des *rhizobia* III) [4].

b. Dégradation azote organique

Le NH_3 produit est directement intégré dans les molécules organiques (protéines, bases azotées par exemple) et la dégradation de ces molécules organiques va libérer du NH_4^+ [4].

c. Conversions et utilisation des formes d'azote inorganique

Cet ammonium est oxydé en nitrite NO_2^- (*Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*) puis en Nitrate NO_3^- (*Nitrobacter*) en deux étapes qui forment la **nitrification** [4].

Le nitrate formé peut être utilisé par les espèces soit comme source d'azote et dans ce cas on parle de **réduction assimilative** ou comme accepteur d'électron de la chaîne respiratoire et dans ce cas on parle de **réduction dissimilative**. Cette réduction dissimilative est appelée **dénitrification** et souvent le fait d'hétérotrophes comme *Pseudomonas denitrificans*. Le produit final principal est le N_2 qui retourne alors à l'atmosphère mais cette réaction entraîne aussi l'accumulation d'autres intermédiaires : N_2O et le NO_2^- . Une autre réduction dissimilative des nitrates entraîne la formation d'ammoniac par de nombreuses bactéries comme *Clostridium spp* [4].

Récemment, une autre conversion a été mise en évidence chez des chimiolithotrophes (annamox) : le donneur d'électron est l'ammonium NH_4^+ et l'accepteur final est l'ion nitrite NO_2^- qui donnera du N_2 . La documentation sur ces espèces est récente et résout une question restée en suspens sur le devenir de l'azote dans les océans car les calculs avaient notés de l'ammonium "manquant" NH_4^+ [4].

L'élimination des nitrites dans l'environnement est essentielle pour l'espèce humaine : en effet, ces ions sont à l'origine de molécules cancérigènes. L'ingestion de nitrates ou de nitrites chez l'adulte entraîne uniquement des diarrhées, elle est mortelle chez les nourrissons. En effet, les nitrates deviennent des nitrites au cours de la digestion et les nitrites bloquent l'hémoglobine foetale encore présente chez le nourrisson. Celui-ci meurt par asphyxie [4].

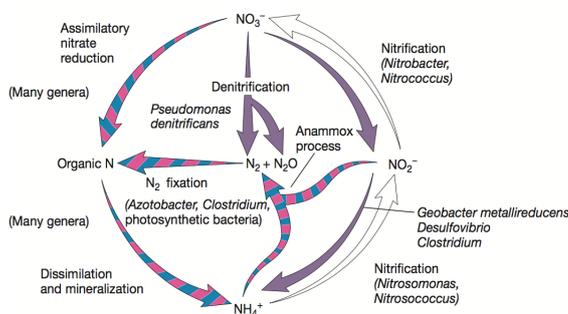


FIGURE 1.12 – Vue simplifiée du cycle de l'azote [4]

3 le cycle du phosphate

Contrairement à l'azote et au carbone, le phosphate n'a pas de composant gazeux. Néanmoins, il fait partie de nombreuses molécules organiques (acides nucléiques par exemple) et est présent en très faibles concentrations dans l'environnement. Une bonne partie de cet élément est figé dans la croûte terrestre et c'est donc souvent un nutriment limitant pour la croissance. De plus, l'accumulation de phosphate dans l'environnement est à l'origine de l'**eutrophisation** des eaux [4].

Le phosphate inorganique provient essentiellement de l'érosion des roches riches en phosphate tels que les sels. Dans le sol, le phosphate existe sous deux formes : organique et inorganique. Le phosphate organique est utilisé par les activités microbiennes. Le phosphate inorganique est fortement chargé et donc complexé dans l'environnement par des cations (calcium ou fer par exemple). Il sera disponible pour les plantes et les micro-organismes à des pH compris entre 6 et 7. Les micro-organismes peuvent convertir le phosphate inorganique en différentes formes organiques dont les polyphosphates trouvés dans des granules métachromatiques. Les bactéries aérobies strictes stockent des phosphates (volutine) [4].

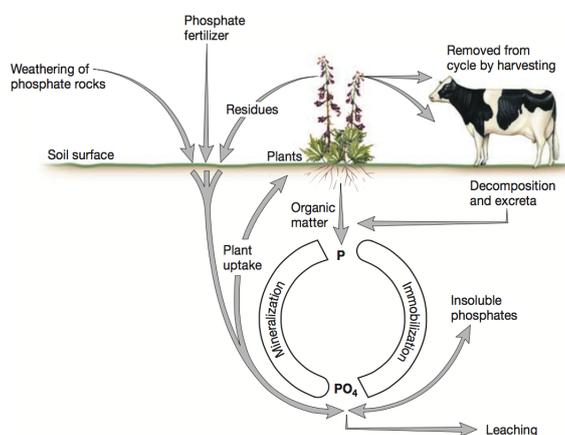


FIGURE 1.13 – Vue simplifiée du cycle du phosphate [4]

4 le cycle du soufre

Les sulfates servent de sources de soufre pour les micro-organismes : c'est la **réduction assimilative** des sulfates. Cette matière organique peut être dégradée et redonner du sulfate minéral : H_2S [4].

Les sulfates peuvent être réduits par voie dissimilative en H_2S . Ce sont dans ce cas les accepteurs finaux de la chaîne respiratoire (*Desulfovibrio*). Le soufre élémentaire (*Desulfuromonas* ou une archae hyperthermophile par exemple) comme les sulfites (nombreuses espèces dont *Alteromonas* et *Clostridium*) peuvent eux aussi être des accepteurs finaux pour donner du H_2S [4].

Les formes réduites du soufre peuvent aussi être oxydées en soufre élémentaire, sulfites ou sulfates. Cette oxydation est menée par un large spectre de chimiotrophes aérobie et phototrophes anaérobies [4].

5 Les cycles des métaux

Le cycle du fer consiste essentiellement en des interconversions entre Fe^{2+} et Fe^{3+} .

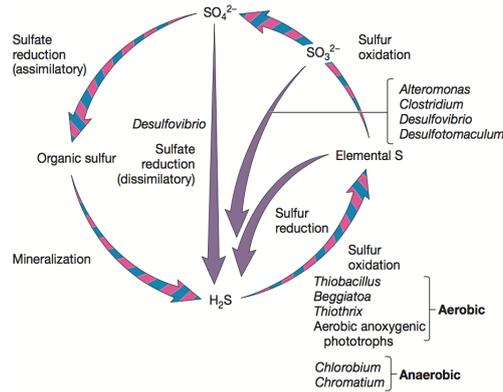


FIGURE 1.14 – Vue simplifiée du cycle du soufre [4]

Le fer peut être oxydé par de nombreuses espèces à pH acide (*Thiobacillus ferrooxidans* et le thermophile *Sulfolobus*) ou à pH neutre (*Gallionella spp.*). D'autres micro-organismes oxydent le fer tout en utilisant comme accepteur d'électron les nitrates : *Dechlorosoma suillum*. Ce mixotrophe peut aussi utiliser comme accepteur d'électron le chlorate ou le perchlorate, un composant majoritaire des explosifs des rockets. Cette espèce pourrait être utilisée dans la biorémediation des sites contaminés. L'oxydation du fer par ces micro-organismes a lieu également dans les sédiments des océans alors que les taux d'oxygène sont trop bas pour être à l'origine de larges zones d'oxydation. Le fer rubané formé au précambrien lorsque l'oxygène commence à augmenter dans l'atmosphère serait une trace d'une augmentation de ces bactéries du fer [4].

Le fer peut être réduit dans des conditions anoxiques par de nombreuses bactéries en toutes petites quantités lors de leur métabolisme mais l'activité principale de réduction provient de bactéries qui respirent le fer : *Geobacter metallireducens*, *Geobacter sulfurreducens*, *Ferribacterium limneticum*, et *Shewanella putrefaciens*. Ces espèces utilisent la matière organique comme source d'énergie et d'électrons (chimio-organotrophes) mais utilisent le fer comme accepteur de leur chaîne respiratoire [4].

Outre ces processus assez classiques, certaines espèces transforment le fer en magnétite : Fe_3O_4 et soit l'accumule en tant que compas magnétique afin de se déplacer dans selon le gradient magnétique (*Aquaspirillum magnetotacticum*) ou alors c'est un déchet d'une utilisation dissimilative du fer. De la magnétite d'origine procaryote détectée dans les sédiments montra une contribution sur le long terme au cycle du fer [4].

Les micro-organismes ont un rôle important dans la toxicité des métaux. En effet, les métaux nobles peuvent être des inhibiteurs de croissance. Les micro-organismes sont capables de méthyler certains métaux pour en faire des organométaux qui peuvent traverser la barrière sanguine et atteindre le système nerveux central. Le cycle du mercure est un exemple intéressant car l'utilisation de mercure a augmenté à l'ère industrielle et de nombreux micro-organismes méthylient le mercure. C'est cette pathologie qui est illustrée par Lewis Carroll dans *Alice in Wonderland* avec le personnage du chapelier fou. En effet, le mercure était utilisé dans la fabrication des chapeaux et transformé en métal organique par les micro-organismes. Il était alors à l'origine d'atteintes cérébrales. Le dernier type de métaux est formé les métaux directement toxiques pour les micro-organismes mais aussi pour les autres espèces. Souvent les doses létales sont très hautes et ces métaux sont trouvés sous forme d'éléments traces [4].

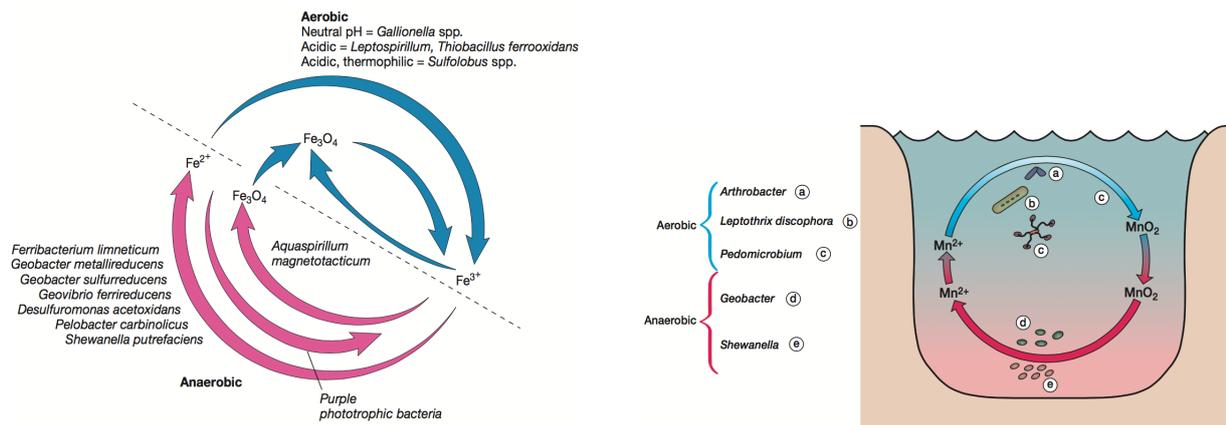


FIGURE 1.15 – Vue simplifiée du cycle du Fer et du manganèse [4]

Table 27.3 Examples of Microorganism-Metal Interactions and Relations to Effects on Microorganisms and Homeothermic Animals				
Metal Group	Metal	Interactions and Transformations		
			Microorganisms	Homeothermic Animals
Noble metals	Ag	Silver	Microorganisms can reduce ionic forms to the elemental state. Low levels of ionized metals released to the environment have antimicrobial activity.	Many of these metals can be reduced to elemental forms and do not tend to cross the blood-brain barrier. Silver reduction can lead to inert deposits in the skin.
	Au	Gold		
	Pt	Platinum		
Metals that form stable carbon metal bonds	As	Arsenic	Microorganisms can transform inorganic and organic forms to methylated forms, some of which tend to bioaccumulate in higher trophic levels.	Methylated forms of some metals can cross the blood-brain barrier, resulting in neurological effects or death.
	Hg	Mercury		
	Se	Selenium		
Other metals	Cu	Copper	In the ionized form, at higher concentrations, these metals can directly inhibit microorganisms. They are often required at lower concentrations as trace elements.	At higher levels, clearance from higher organisms occurs by reaction with plasma proteins and other mechanisms. Many of these metals serve as trace elements at lower concentrations.
	Zn	Zinc		
	Co	Cobalt		

Figure 27.9 The Mercury Cycle. Interactions between the atmosphere, oxic water, and anoxic sediment are critical. Microorganisms in anoxic sediments, primarily *Desulfovibrio*, can transform mercury to methylated forms that can be transported to water and the atmosphere. These methylated forms also undergo biomagnification. The production of volatile elemental mercury (Hg^0) releases this metal to waters and the atmosphere. Sulfide, if present in the anoxic sediment, can react with ionic mercury to produce less soluble HgS .

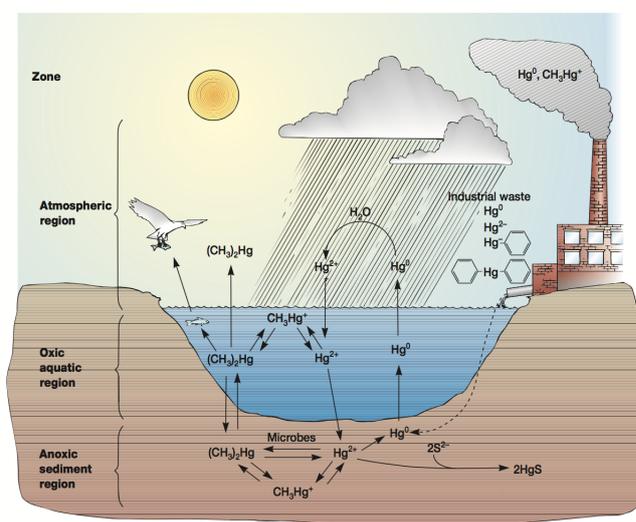


FIGURE 1.16 – Toxicité des métaux [4]

B. Interactions des micro-organismes dans l'écosystème

La localisation physique précise d'un micro-organisme définit son **micro-environnement**. A l'intérieur de ce micro-environnement physique, les flux de donneurs ou d'accepteurs d'électrons, de nutriments mais aussi de déchets du métabolisme peuvent être limités. Ces flux et ces gradients de

concentration définissent une **niche** unique qui inclut le micro-organisme, son habitat physique, le temps de ressources utilisées et les ressources disponibles pour la croissance et le fonctionnement [4].

Cet environnement physique peut aussi limiter la prédation. En effet, on estime que dans des pores de 3 à 6 μm les protozoaires ne peuvent pas se nourrir des bactéries alors que dans des pores d'une taille supérieurs à 6 μm , les bactéries sont exposées. Les bactéries sont capables de créer leur propre environnement physique protecteur au sein des biofilms (chapitre II) [4].

Les micro-organismes en interagissant entre eux et avec d'autres micro-organismes ainsi qu'en influençant les cycles des nutriments dans leur micro-environnement spécifique contribuent au fonctionnement des **écosystèmes**. **Les écosystèmes sont définis comme des communautés d'organismes et de leur environnement physique et chimique qui fonctionnent comme des unités auto-régulées**. Les micro-organismes ont deux rôles fondamentaux classiquement décrits dans les écosystèmes : (a) se sont des **producteurs primaires** qui synthétisent de la matière organique nouvelle (b) mais aussi des chimioorganotrophes **décomposeurs** qui détruisent la matière organique accumulée. En réalité, les communautés des micro-organismes sont bien plus complexes que cela. En réalité, ils participent à de nombreuses fonctions [4] :

- Contribuer à la formation de la matière organique par photosynthèse et chimiolithotrophie (producteurs primaires).
- Décomposer la matière organique (en CO_2 , CH_4 , NH_4^+ , H_2) par des processus de minéralisation (décomposeurs).
- Servir de source de nourriture pour d'autres organismes hétérotrophes (protozoaires comme animaux)
- Modifier les substrats et les nutriments utilisés dans des processus de croissance (symbiose par exemple) et contribuer aux cycle biogéochimiques.
- Changer les taux de matière sous forme solide et gazeuse *via* des processus métaboliques ou en modifiant le pH du milieu.
- Produire des composés qui inhibent la croissance, l'activité ou la survie des autres espèces.
- Contribuer au fonctionnement des plantes et des animaux par des interactions positives ou négatives.

Schéma bilan 3 : Types trophiques et place dans l'environnement

Dans le cycle du carbone et le cycle de l'azote et replacez les types trophiques responsables des passages d'une forme moléculaire à l'autre.

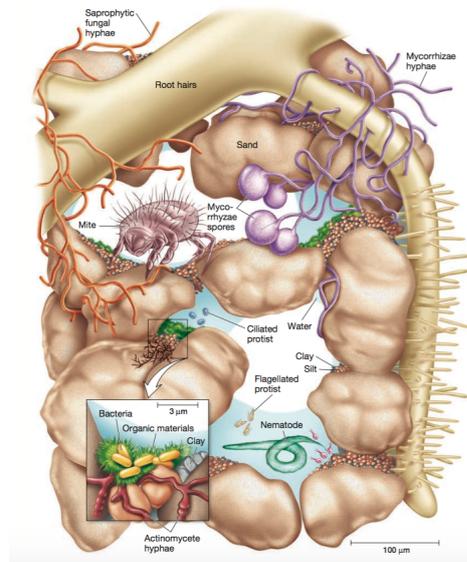
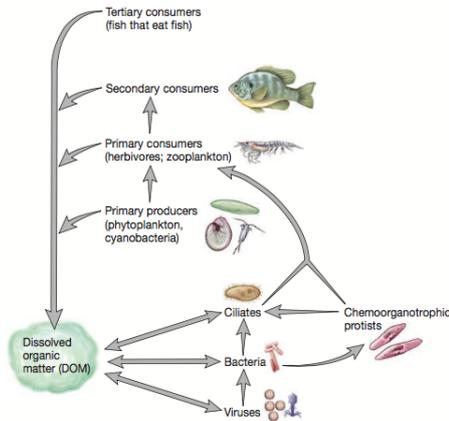


FIGURE 1.17 – Exemple d'écosystème du sol et des exemples d'espèces en milieux extrêmes. [4]

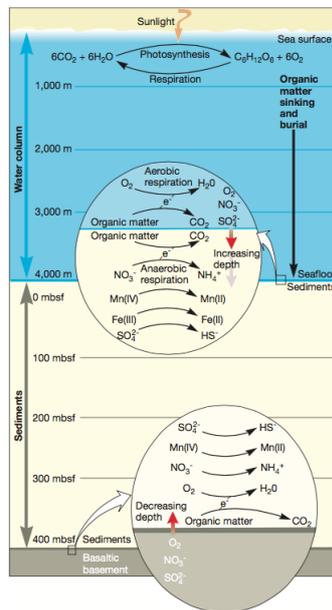


Figure 28.16 Microbial Activity in Deep-Ocean Sediments. At the surface of the seafloor, reduction of oxidized substrates that serve as electron acceptors in anaerobic respiration follows a predictable stratification based on thermodynamic considerations. This sequence is just the opposite in very deep subsurface sediments, suggesting a source of electron acceptors from deep within Earth's crust. Meters below seafloor, mbsf.

Table 27.4 Characteristics of Extreme Environments in Which Microorganisms Grow			
Stress	Environmental Conditions	Microorganisms Observed	
High temperature	121°C	<i>Geogemma barossii</i>	
	110–113°C, deep marine trenches	<i>Pyrolobus fumarii</i> <i>Methanopyrus kandleri</i> <i>Pyrodicticum abyssi</i>	
	67–102°C, marine basins	<i>Pyrococcus abyssi</i>	
	85°C, hot springs	<i>Thermus</i> <i>Sulfolobus</i>	
	75°C, sulfur hot springs	<i>Thermothrix thiopara</i>	
Low temperature	–12°C, antarctic ice	<i>Psychromonas ingrahamii</i>	
	Osmotic stress	13–15% NaCl	<i>Chlamydomonas</i>
25% NaCl		<i>Halobacterium</i> <i>Halococcus</i>	
pH		pH 10.0 or above	<i>Bacillus</i>
		pH 3.0 or lower	<i>Saccharomyces</i> <i>Thiobacillus</i>
	pH 0.5	<i>Picrophilus oshimae</i>	
Low water availability	a _w = 0.6–0.65	<i>Torulopsis</i> <i>Candida</i>	
		Temperature and low pH	85°C, pH 1.0
Pressure	500–1,035 atm	<i>Colwellia hadaliensis</i>	
		Radiation	1.5 million rads

FIGURE 1.18 – Exemples d'écosystèmes aquatiques : les relations au sein d'un écosystème en milieu aqueux et un exemple des activités des micro-organismes dans les sédiments des océans profonds[4]

USEFULL FACT : QUE-DOIS-JE APPRENDRE DANS CE COURS ? _____

- Les définitions
- Les notions de chimie doivent être comprises
- Les types trophiques doivent être maîtrisés
- Les schémas avec le niveau de détail attendu

WHOLE BIBLIOGRAPHY

- [1] Bruce ALBERTS. *Molecular biology of the cell*. eng. Sixth edition. OCLC : 1082214404. Boca Raton, FL : CRC Press, an imprint of Garland Science, 2017. ISBN : 978-1-315-73536-8.
- [2] G COUTOULY et al. *Travaux dirigés de biochimie, biologie moléculaire et bioinformatique*. fre. 4e éd. Biosciences et techniques. Rueil-Malmaison : Doin. ISBN : 978-2-7040-1354-8.
- [3] Donald VOET et Judith G. VOET. *Biochemistry : international adaption*. eng. Fourth edition. New York, NY : Wiley, 2021. ISBN : 978-1-119-77064-0.
- [4] Joanne M. WILLEY et al. *Prescott, Harley, and Klein's microbiology*. 7th ed. OCLC : ocm71044581. New York : McGraw-Hill Higher Education, 2008. ISBN : 978-0-07-299291-5 978-0-07-330208-9.