

The background of the cover is a scanning electron micrograph (SEM) showing various bacterial structures. There are several large, elongated, rod-like bacteria with a textured surface. Interspersed among them are numerous thin, hair-like filaments or flagella. A large, semi-transparent red circle is centered on the image, containing the title text in white and pink.

LES
BACTÉRIES
DE L'EXTRÊME
DES ABYSSES
À L'ESPACE
PRIEUR



de boeck

LES
BACTÉRIES
DE L'EXTRÊME
DES ABYSSES
À L'ESPACE

Collection « Plaisirs des sciences »

ATKINS P. W., Les 4 grands principes qui régissent l'Univers

ATKINS P.W., Au cœur des réactions chimiques. La vie privée des atomes

ATKINS P.W., C'est quoi la chimie ?

Collectif, Biologie moderne et vision de l'humanité

BENSON D.C., Le ballet des planètes.

De l'élégance mathématique des orbes planétaires

DEPOVERE P., La classification périodique des éléments.

La merveille fondamentale de l'Univers

DEPOVERE P., La fabuleuse histoire des bâtisseurs de la chimie moderne

FREDERICK J.E., Sciences de l'atmosphère. Une introduction

JOUBERT J., De l'électron à la réaction. Entre forme et déformation

MALLEY M. C., La radioactivité. Une mystérieuse science

MILLOT C., VANDERMARLIÈRE J., Dessine-moi l'univers

NESSE R., WILLIAMS G., Pourquoi tombons-nous malade ?

SANDERS R., À la recherche de la matière noire.

Histoire d'une découverte fondamentale

STANNARD R., Vers la fin des découvertes.

Approchons-nous des limites de la science ?

WAKEFORD T., Aux origines de la vie. Quand l'homme et le microbe s'approprient

WYNN C.M., WIGGINS A.W., Intuitions géniales.

Le top 5 des meilleures idées scientifiques

LES
BACTÉRIES
DE L'EXTRÊME
DES ABYSSES
À L'ESPACE
PRIEUR



de boeck

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine de spécialisation, consultez notre site web : **www.deboeck.com**

© De Boeck Supérieur s.a., 2014
Fond Jean Pâques, 4 – 1348 Louvain-la-Neuve

1^{re} édition

Tous droits réservés pour tous pays.

Il est interdit, sauf accord préalable et écrit de l'éditeur, de reproduire (notamment par photocopie) partiellement ou totalement le présent ouvrage, de le stocker dans une banque de données ou de le communiquer au public, sous quelque forme et de quelque manière que ce soit.

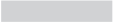
Imprimé en Belgique

Dépôt légal :

Bibliothèque nationale, Paris : octobre 2014

Bibliothèque royale de Belgique, Bruxelles : 2014/0074/262

ISBN 978-2-8041-8824-5



Remerciements

L'écriture de ce livre n'aurait pas été possible sans les multiples rencontres, toutes aussi enrichissantes les unes que les autres, de collègues scientifiques de nombreuses disciplines, de nombreux pays.

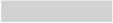
En premier lieu, je remercie sincèrement mes collègues microbiologistes, chercheurs ingénieurs, techniciens, étudiants du Laboratoire de Microbiologie des Environnements extrêmes (UMR 6597 CNRS, Ifremer, UBO à Brest), pour leur passion sans faille pour les micro-organismes extrémophiles. En Europe, dans le monde entier, l'International Society for Extremophiles (ISE) a permis de nombreux échanges, et de fructueuses collaborations. Tous les travaux menés à la mer n'ont été possibles que grâce aux équipages des navires océanographiques et des submersibles de l'Ifremer pour la France, du Jamstec au Japon, de Woods Hole aux USA, sans oublier les navires foreurs américains et Japonais.

Les extrémophiles n'ont pas seulement passionné les biologistes. La communauté des astro (exo)biologistes, et ses géologues, planétologues, chimistes, astrophysiciens, etc. ont considérablement enrichi nos travaux par leurs questionnements toujours pertinents. LE GDR Exobiologie (CNRS, CNES), L'EANA (Eupean Astrobiology Network Association), le NAI (Nasa Astrobiology Institute), les groupes de travail du CNES, de l'ESA (Eupean Space Agency), de la NASA ont été l'occasion de réflexions et d'échanges passionnés auxquels participaient aussi les ingénieurs des sciences spatiales (lanceurs, satellites, etc.).

Impossible de citer tous les scientifiques, collègues et amis rencontrés lors des réunions de travail, congrès, ateliers, etc. Cependant malgré la masse de documents accumulés, les connaissances mémorisées, la rédaction de ce livre n'aurait pas été possible sans les précisions et corrections apportées par René Demets (ESA), Michel

Viso (CNES), Jean-Robert Petit (CNRS, Grenoble), Karl Stetter (Université de Regensburg, RFA), et surtout Hervé Martin (Université de Clermont Ferrand) qui a bien voulu relire et corriger le chapitre 7. Un grand merci à tous.

Daniel PRIEUR, Microbiologiste,
Trémazan, Août 2014.



Introduction

Vue de l'espace, la planète Terre mérite bien son nom de planète bleue, recouverte à 70 % par des océans. À sa surface, végétaux terrestres et aquatiques utilisent l'énergie solaire pour convertir le gaz carbonique en matière organique, rejetant dans l'atmosphère de l'oxygène, produisant ainsi la nourriture et l'atmosphère dont les animaux ont besoin. À l'exception des zones polaires, des hauts sommets et des étendues désertiques, la température est modérée, la planète est « habitable » pour des centaines de milliers d'espèces végétales et animales.

En fait, à une plus petite échelle, la surface terrestre montre une immense variété de faciès, et de nombreux environnements dépourvus de plantes et d'animaux. En effet, la température peut y être très basse ou très élevée, l'acidité ou l'alcalinité maximale, l'eau saturée en sels. Et que dire des profondeurs des continents, des océans et des roches qu'ils recouvrent, où la lumière et l'oxygène disparaissent, tandis que la pression atteint des valeurs énormes.

Tous ces environnements ne sont pourtant pas inhabités ! Ces vingt dernières années, les biologistes ont découvert des organismes vivants, qui ne se contentent pas de tolérer ces conditions extrêmes, mais très souvent les exigent pour y accomplir tout leur cycle vital. Ces organismes inattendus sont des micro-organismes, qualifiés d'extrémophiles, et dont on ne connaît pas encore toutes les limites physiologiques ou géographiques.

Tandis que se poursuit l'exploration des environnements terrestres actuels les plus extrêmes pour tenter de définir les limites de la Vie, deux questions complémentaires sont posées :

L'étude de ces extrémophiles actuels peut-elle nous aider à comprendre l'émergence de la Vie sur la Terre primitive dont on sait qu'elle n'offrait pas les mêmes conditions clémentes qu'aujourd'hui ?

D'autres planètes, dans le Système solaire, ou au-delà, n'offrent-elles pas des conditions environnementales proches de celles qui ont permis (dans le passé ou de nos jours) une Vie extrêmophile ?

Pour répondre à ces questions, nous allons entreprendre un grand voyage, en plusieurs étapes.

La première étape nous entraînera dans les endroits les plus secrets de la Terre, jusqu'aux limites connues du monde habité, où l'Homme ne peut pénétrer. Nous explorerons les lacs salés, les mares acides, le fond des océans, les sources d'eaux chaudes, des lieux sans lumière, sans oxygène, où règnent des températures supérieures à 100 °C, sous des pressions gigantesques. Nous ferons alors connaissance avec les habitants de ces contrées inhospitalières.

Une étape de transition nous transportera aux premiers instants du Système solaire, il y a plusieurs milliards d'années, d'où nous rejoindrons le temps présent, à la recherche de l'émergence de la Vie.

Puis nous quitterons la Terre pour rendre visite aux astéroïdes, aux planètes rocheuses, aux planètes géantes et à leurs satellites de glace. Nous tenterons d'apercevoir les exoplanètes, toujours à la recherche de Vie.

Pendant toutes ces étapes, nous voyagerons en permanence dans l'univers de la Science, accompagnés des microbiologistes, biochimistes, géologues, chimistes, astrophysiciens, planétologues et tant d'autres, qui tous, séparément et collectivement, nous feront découvrir notre Univers.

1

Vivre sans oxygène

Un observateur lointain observant la planète Terre et disposant des instruments adéquats, noterait que cette planète solide, éclairée et chauffée modérément par son étoile possède à sa surface de l'eau liquide. Selon les critères actuels des astronomes, il la classerait dans la catégorie des planètes habitables. Il remarquerait également la présence d'une atmosphère contenant du dioxygène (O_2). Toutes ces caractéristiques: lumière, température modérée, eau liquide, oxygène sont essentielles à la vie de l'Homme et des organismes bâtis sur le même modèle. Effectivement, prendre le soleil, s'abreuver d'eau fraîche, respirer une bouffée d'oxygène sont autant de besoins essentiels, et de plaisirs simples pour l'homme et de nombreux animaux.

Pourtant, de toutes ces caractéristiques, seule l'eau liquide, est indispensable à la vie. Comme nous le verrons plus loin, il existe sur Terre des organismes vivant à des températures basses ou élevées, parfois à l'abri de la lumière.

Quant au dioxygène, sa concentration a beaucoup fluctué au cours de l'histoire de la Terre, et il était même absent de l'atmosphère primitive de notre planète. Pourtant, la vie est apparue, sans oxygène, et de nos jours de nombreux micro-organismes peuvent s'en passer comme nous allons le voir dans les paragraphes qui suivent. Mais auparavant, quelques petits rappels de biologie sont peut-être nécessaires.

Quelques rappels et notions préliminaires

Classification du monde vivant

La vision du monde vivant, et la classification qui en découlait, ont beaucoup évolué au fil des siècles. De l'antiquité au XVIII^e siècle, le monde vivant se répartissait en deux règnes, les plantes et les animaux. Certes il y avait bien des

organismes dont le positionnement dans l'un ou l'autre de ces règnes posait problème. Linné envisagea en 1767 un « règne chaotique » pour y placer des « animaux-plantes » comme les méduses ou les éponges. Au cours du XIX^e siècle, un troisième règne fut créé pour y ranger des organismes comme les protistes, constitués d'une seule cellule. Les bactéries, les champignons, les algues bleues (actuellement Cyanophycées), etc., passaient d'un sous-règne à un autre selon les différents auteurs. Au milieu du XX^e siècle, R. Whittaker proposa une organisation en quatre règnes : protistes, plantes, champignons et animaux. Les bactéries étaient alors rangées parmi les protistes, sous le nom de *Monera*. En 1969, le même auteur proposa un cinquième règne, pour mieux séparer les bactéries. Il utilisait des critères de morphologie, d'organisation cellulaire, ainsi que des caractéristiques nutritionnelles. Il distinguait ainsi les Procaryotes (cellules sans noyau) et les Eucaryotes (cellules avec noyau délimité par une membrane et contenant le matériel génétique). Le monde vivant comportait donc les monères (Procaryotes), les protistes (Eucaryotes unicellulaires), les plantes (Eucaryotes pluricellulaires photosynthétiques), les champignons ou mycètes (Eucaryotes pluricellulaires non photosynthétiques), et les animaux (Eucaryotes pluricellulaires hétérotrophes) (Figure 1.1).

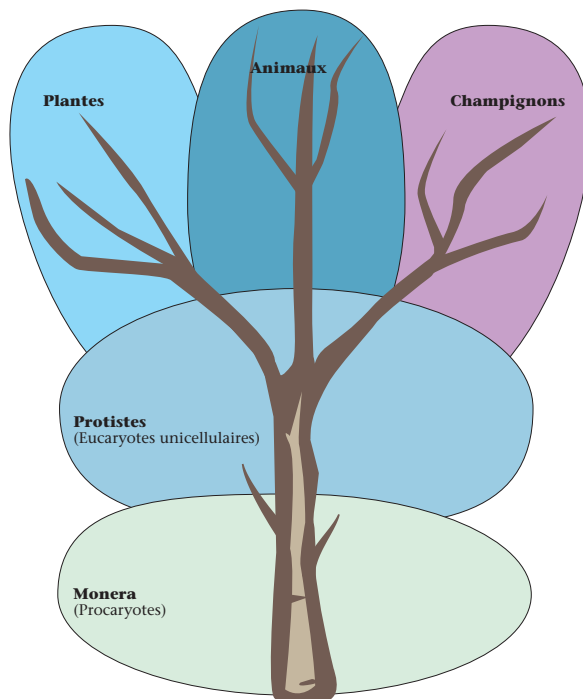


FIGURE 1.1

Classification du monde vivant en 5 règnes selon Whittaker

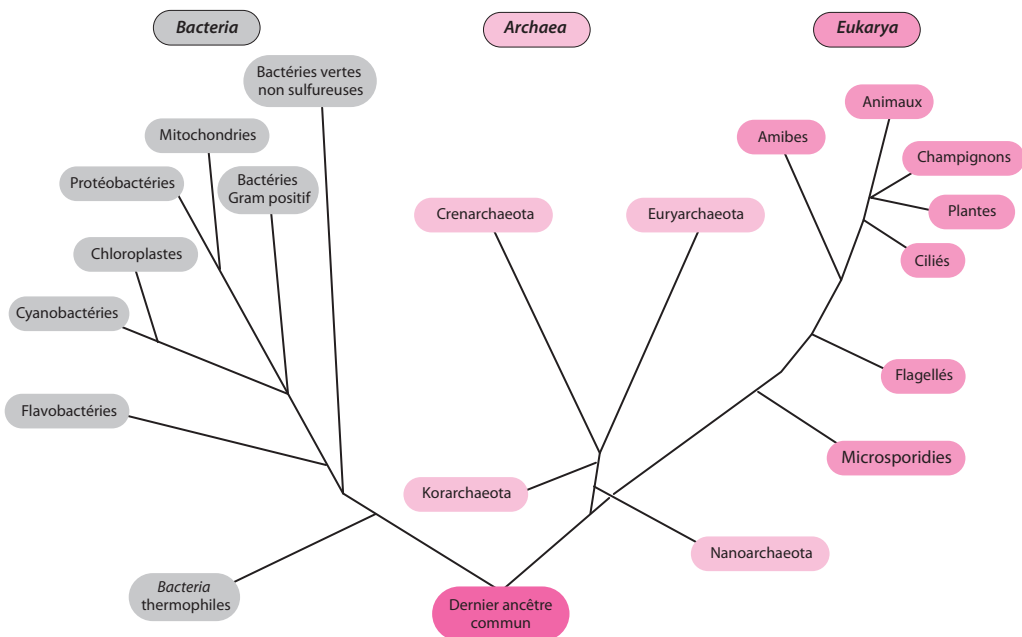


FIGURE 1.2

Les 3 Domaines du vivant selon Woese. D. Prieur, Geslin C. et Payan C., Mini manuel de microbiologie, Dunod, Paris, 2011, figure 4.1

Presque 10 ans plus tard, en 1977, les biologistes américains, C.R. Woese et G.E. Fox, proposaient une nouvelle vision du monde vivant, organisé cette fois en trois Domaines. Leur proposition se basait sur les résultats d'analyses comparatives de certaines petites molécules d'ARN localisés dans les ribosomes. Ces molécules ont l'avantage d'exister dans tous les organismes vivants et d'y avoir la même fonction biologique, ce qui rend leur comparaison pertinente. L'un des trois Domaines regroupait les Eucaryotes, qu'ils soient uni- ou pluricellulaires, photo-synthétiques ou non, dans un ensemble bien distinct, les *Eukarya*. Par contre, de manière inattendue, les Procaryotes se séparaient nettement en deux Domaines. L'un regroupait la majorité des bactéries connues à ce jour dans un ensemble nommé les *Bacteria*. Dans l'autre ensemble de Procaryotes, le troisième Domaine, se trouvait des «bactéries» méthanogènes. Ces organismes pouvant être considérés comme des descendants possibles de formes primitives, il leur donna le nom d'*Archaea* (Figure 1.2). Ce résultat surprenant, bien accepté aujourd'hui, suscita bien des controverses. En schématisant beaucoup, il signifiait qu'il y avait autant de différences entre une *Archaea* méthanogène et une *Bacteria* comme *Escherichia coli* (malgré leurs ressemblances), qu'entre cette même bactérie et l'Homme qui appartient

aux *Eukarya*. La découverte ultérieure de nouvelles espèces de Procaryotes appartenant indiscutablement à ce Domaine des *Archaea* conforta cette organisation. C'est cette classification qui sera utilisée dans les pages qui suivent. Le terme de «bactéries» sera employé par commodité, chaque fois qu'il sera question d'un micro-organisme de type procaryote. Les termes de «*Bacteria*» et «*Archaea*» seront eux utilisés à propos d'un point caractéristique de l'un ou l'autre de ces Domaines.

Organisation cellulaire

Quelle que soit leur appartenance à l'un ou l'autre de ces trois Domaines, les organismes vivants actuels sont organisés sur le mode cellulaire. Les seules exceptions sont les virus, les viroïdes et les prions, mais qui à divers degrés, dépendent de cellules fonctionnelles. Les organismes les plus simples ne comportent qu'une seule cellule comme les bactéries, les micro-algues, les protozoaires. Tous les autres (champignons, végétaux, animaux) en possèdent un très grand nombre, souvent spécialisées (cellules nerveuses, musculaires, reproductrices), organisées en tissus, les tissus eux-mêmes organisés en organes, le tout formant des organismes plus ou moins complexes. La taille d'une cellule se situe dans une fourchette allant du micron (Procaryotes), à quelques dizaines de microns (cellules animales) ou 100-200 microns (cellules végétales) [Figure 1.3]. Mais l'unité de base, la cellule donc, quelle que soit sa taille, sa forme et sa spécialisation, fonctionne dans tous les cas selon les mêmes grands principes.

Une cellule est une entité bien distincte, délimitée de son environnement par une membrane, la membrane cytoplasmique, qui sépare les constituants internes du milieu extérieur. Elle est souvent complétée vers l'extérieur par une paroi, ce qui confère à l'entité cellulaire une certaine rigidité et une morphologie parfois caractéristique.

Cette membrane a de multiples fonctions. La première est de contenir l'ensemble des constituants cellulaires formant le cytoplasme, et d'empêcher leur fuite à l'extérieur. À l'intérieur de la membrane se déroule l'ensemble des processus vitaux de la cellule : maintien, réplication, et réparation du génome, synthèse et dégradation de toutes les molécules impliquées dans la vie de la cellule. Tous ces processus qui constituent le métabolisme nécessitent des matières premières appelées nutriments (eau, ions, sources de carbone sous forme inorganique (CO₂) et organiques, sources de soufre, de fer, d'azote, etc.), ainsi que de l'énergie. Matières premières et énergie sont disponibles sous diverses formes dans l'environnement.

C'est là qu'intervient une autre fonction majeure de la membrane : permettre les échanges avec l'environnement. La membrane cytoplasmique est classiquement constituée d'une double couche de lipides dans laquelle sont insérées des pro-

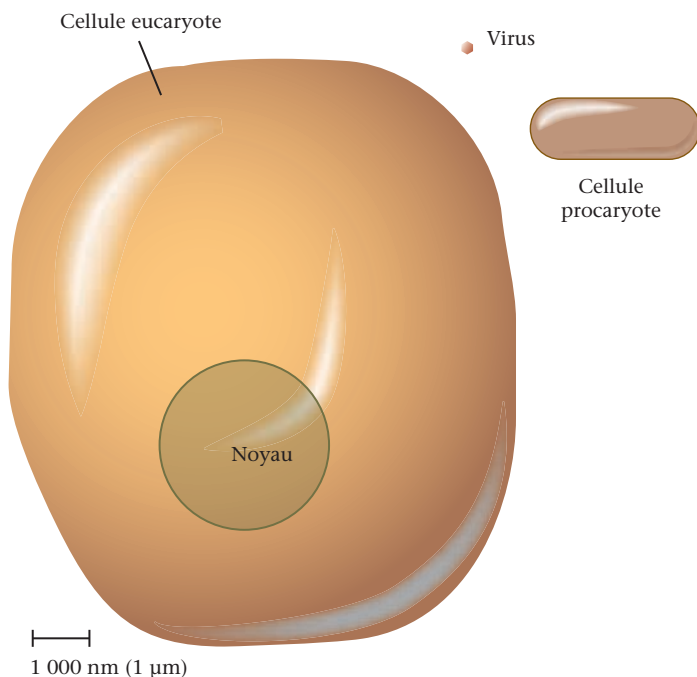


FIGURE 1.3

*Comparaison des dimensions des cellules eucaryotes, procaryotes et des virus.
Inspiré de Madigan M. et Martinko J., Brock, Biologie des micro-organismes, 11^e édition,
Pearson, Montreuil, 2007*

téines. Grâce à des canaux et des protéines spécifiques, le transport des ions et composés solubles est assuré et contrôlé dans les deux directions (Figure 1.4).

Selon les formes chimiques concernées, la membrane cellulaire met en œuvre différents processus (diffusion, transport) permettant les échanges bidirectionnels (entrée des nutriments et composés énergétiques, sortie des déchets) entre la cellule et son environnement. Mais son rôle ne s'arrête pas là, car la membrane cytoplasmique joue également un rôle essentiel dans la production d'énergie. Quittons un instant la biologie pour quelques rappels simples de chimie.

Réactions d'oxydo-réduction et production d'énergie

Les sources d'énergie présentes dans l'environnement et disponibles pour la vie cellulaire sont la lumière et une infinité de composés chimiques. Les organismes utilisant la lumière comme source d'énergie primaire sont appelés des phototrophes, ceux utilisant des composés chimiques des chimiotrophes. Mais quelle

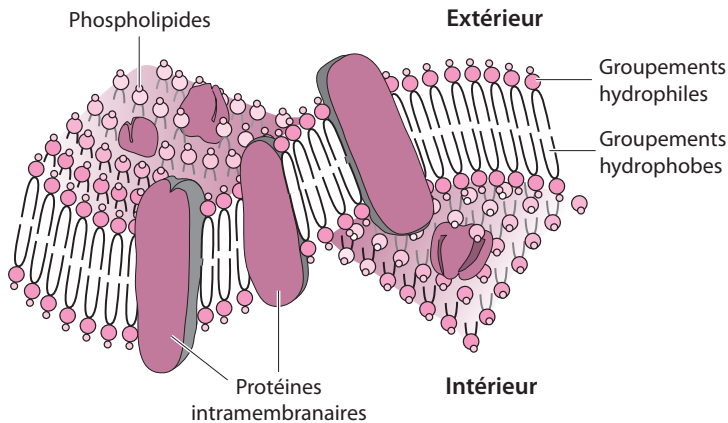


FIGURE 1.4

Représentation schématique d'une membrane cytoplasmique. D. Prieur, Geslin C. et Payan C., Mini manuel de microbiologie, Dunod, Paris, 2011, figure 1.5

que soit la source primaire, les cellules fabriquent leur énergie grâce à des réactions chimiques d'oxydo-réduction.

Lors d'un processus d'oxydation, une molécule donnée perd un ou plusieurs électrons, elle est plus oxydée que la forme de départ. Lors d'un processus de réduction, une molécule donnée va gagner un ou plusieurs électrons, elle est alors plus réduite que la forme initiale. Les molécules qui perdent des électrons et celles qui en acquièrent sont respectivement nommées par les biologistes donneurs et accepteurs d'électrons.

Prenons un exemple simple. L'hydrogène moléculaire (H_2) peut être dissocié en deux électrons e^- , et deux protons H^+ . L'élément hydrogène (H) du proton est plus oxydé que l'élément H dans la molécule H_2 . Les électrons ainsi libérés ne vont pas rester isolés, mais réagir avec d'autres molécules. Ainsi, en présence d'oxygène moléculaire (O_2), les deux électrons provenant de la dissociation de H_2 vont donner O_2^- , qui est une forme réduite de l'oxygène. O_2^- réagit alors avec les protons H^+ disponibles, pour former de l'eau, H_2O . Dans la molécule d'eau, l'hydrogène (H) est plus oxydé que dans H_2 (donneur d'électrons), et l'oxygène (O) est plus réduit que dans O_2 (accepteur d'électrons).

En fait, les éléments chimiques naturels se retrouvent au sein de couples d'oxydo-réduction. Chaque couple est constitué de deux membres, l'un possédant un élément chimique sous sa forme oxydée et l'autre sous sa forme réduite. Dans l'exemple que nous avons choisi, la forme oxydée de l'hydrogène ($2H^+$) et sa forme réduite (H_2) composent le couple $2H^+/H_2$. Par convention, la forme la plus oxydée

est toujours écrite à gauche et la forme réduite écrite à droite. Les couples d'oxydo-réduction ne possèdent pas tous la même capacité à donner ou recevoir des électrons. Cette capacité est mesurée par le potentiel d'oxydo-réduction (E'_0), exprimé en volts. Les couples comportant la molécule à plus fort potentiel de réduction ont un potentiel très négatif, ceux comportant la molécule à plus fort potentiel oxydant, un potentiel très positif. Dans l'exemple cité, le couple $2H^+/H_2$ a un potentiel de -0,42V, le couple $\frac{1}{2} O_2/H_2O$ un potentiel de +0,82V. D'un point de vue électrochimique, une molécule réduite d'un couple donné pourra toujours donner des électrons qui pourront être acceptés par n'importe quelle molécule oxydée d'un autre couple, pour peu que le potentiel d'oxydo-réduction de ce dernier soit plus positif.

Comme toutes les réactions chimiques, les réactions d'oxydo-réduction sont accompagnées de variations d'énergie. Une partie de l'énergie est dissipée sous forme de chaleur, l'autre partie, l'énergie libre (G), est disponible pour effectuer un travail: c'est elle qui nous intéresse ici. La variation d'énergie libre au cours d'une réaction est nommée ΔG , ou plus précisément ΔG^0 , lorsque la variation d'énergie est mesurée en conditions standards, soit pH7, pression atmosphérique, température de 25 °C, et concentrations des réactants et réactifs de 1 M. Les microbiologistes expriment cette variation d'énergie en kilojoules (kJ). Selon les réactions, ΔG^0 peut avoir une valeur négative ou positive. Une valeur négative signifie que la réaction libère de l'énergie libre (que la cellule va utiliser), la réaction est dite exergonique. Dans le cas contraire, la réaction consomme de l'énergie, et est dite endergonique. La réaction d'oxydation de l'hydrogène par l'oxygène est exergonique, et la variation d'énergie libre en conditions standards est de -237 kJ.

Membrane cytoplasmique et énergie

Tout ceci n'étant que de la chimie (très, très simplifiée), revenons donc à la biologie. Certaines bactéries, que l'on nomme hydrogénotrophes, sont capables d'utiliser la réaction chimique faisant intervenir H_2 et O_2 pour obtenir de l'énergie. Les électrons libérés par H_2 transitent dans la membrane cytoplasmique vers l'oxygène. Ce flux d'électrons s'accompagne d'une sortie de protons qui s'accumulent à l'extérieur de la cellule, tandis que des ions OH^- s'accumulent à l'intérieur. Il s'ensuit la formation d'un gradient de pH et d'un potentiel électrochimique au travers de la membrane. La surface interne de la membrane, chargée négativement est alcaline, tandis que la face externe chargée positivement est acide. Ce gradient de pH et le potentiel électrochimique constituent la force proton-motrice (FPM). Les protons accumulés à l'extérieur sont effectivement canalisés vers l'intérieur de la cellule par des protéines enzymes nommées ATP ases ou ATPsynthases, qui utilisent cette force proton-motrice pour synthétiser une molécule accumulatrice d'énergie, l'ATP ou adénosine tri-phosphate, qui sera utilisée à la demande pour permettre les réactions chimiques nécessaires à la vie cellulaire (Figure 1.5).

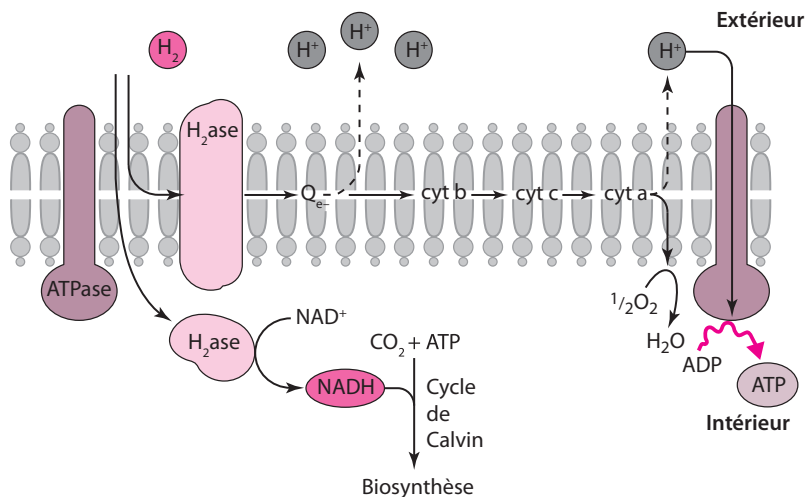


FIGURE 1.5

Membrane cytoplasmique et production d'énergie. D. Prieur, Geslin C. et Payan C., Mini manuel de microbiologie, Dunod, Paris, 2011, figure 3.4

Dans l'environnement, il existe de très nombreuses molécules réduites, susceptibles donc de donner des électrons, et de très nombreuses autres, oxydées, capables d'accepter ces électrons. Si une cellule se trouve en présence d'au moins un de ces innombrables donneurs d'électrons, et de l'un de ces accepteurs potentiels, elle pourra (en théorie) obtenir de l'énergie de leur interaction, pour peu qu'elle possède les systèmes membranaires permettant de les prélever, et les systèmes de transports permettant d'acheminer les électrons du donneur vers l'accepteur. Dans tous les cas se formera un gradient de protons produisant une force proton motrice utilisable pour générer de l'ATP. La quantité d'ATP produite dépendra alors de la différence de potentiel entre le donneur et l'accepteur. Le transfert d'électrons d'une molécule très réduite comme le glucose (le couple concerné est $\text{CO}_2/\text{glucose}$;

$\text{CO}_2/\text{glucose}$ (-0,43V)
 $2\text{H}^+/\text{H}_2$ (-0,42V)
 $\text{CO}_2/\text{acétate}$ (-0,28V)
 $\text{S}^0/\text{H}_2\text{S}$ (-0,28V)
 CO_2/CH_4 (-0,24V)

$\text{SO}_4^{2-}/\text{H}_2\text{S}$ (-0,22V)
 $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$ (+0,2V) pH=7
 $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$ (+0,42V)
 $1/2\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$ (+0,82V)

FIGURE 1.6

Quelques couples d'oxydo-réduction utilisables pour la production d'énergie

$E'_0 = -0,43\text{V}$), vers une molécule très oxydée comme le dioxygène ($\frac{1}{2} \text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$; $E'_0 = +0,82\text{V}$) fournira en théorie plus d'énergie que le transfert d'électrons entre le fer sous la forme Fe^{2+} ($\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$; $E'_0 = +0,76\text{V}$) et ce même dioxygène (Figure 1.6).

Dans leur ensemble, les organismes vivants, présentent une extraordinaire diversité métabolique qui leur a permis de coloniser de nombreux environnements terrestres, des origines de la Vie à nos jours. Nous allons maintenant passer en revue ces principaux métabolismes énergétiques.

Sans lumière et sans oxygène

Aux origines de la Vie, la lumière solaire, bien que différente et plus faible que celle d'aujourd'hui, était disponible à la surface de la Terre. Mais il est vraisemblable que les premiers organismes apparus ne savaient pas l'utiliser (s'ils se trouvaient à la surface) ou n'en disposaient pas (s'ils se trouvaient en profondeur). L'oxygène était également absent.

Comment faire pour obtenir de l'énergie, selon le principe résumé plus haut, dans un milieu aqueux contenant des molécules inorganiques, ainsi que des molécules organiques de diverses origines ?

Les fermentations

Une première solution ne nécessite que de la matière organique. En présence de matière organique, en l'absence d'oxygène et sans utiliser la lumière, de nombreuses cellules actuelles peuvent obtenir de l'énergie grâce à un processus nommé fermentation. Dans un processus de fermentation, une molécule organique, présente dans l'environnement, telle que le glucose, est suffisante. Cette molécule joue le rôle de donneur d'électrons, et ce faisant donne naissance à un autre composé organique. Ce composé va être associé à du phosphate inorganique. Dans une étape ultérieure, le phosphate inorganique est libéré et s'associe à de l'ADP (adénosine bi-phosphate) pour former de l'ATP. Ce processus se nomme phosphorylation (acquisition de phosphate) au niveau du substrat. Les électrons libérés au cours de la première étape sont transportés vers une molécule oxydée provenant de la dégradation de la molécule organique de départ. En fin de processus, outre l'ATP formé, on retrouve un mélange de molécules que l'on nomme produits de fermentation (Figure 1.7). Parmi ces produits de fermentation, des molécules organiques bien sûr, mais aussi de l'hydrogène (H_2) ou du gaz carbonique (CO_2). Certes, une cellule réalisant une fermentation doit posséder un cortège d'enzymes capables de catalyser les différentes réactions chimiques qui se succèdent, mais il a suffi au départ d'un seul composé organique pour fabriquer de l'énergie. Toutes les molé-

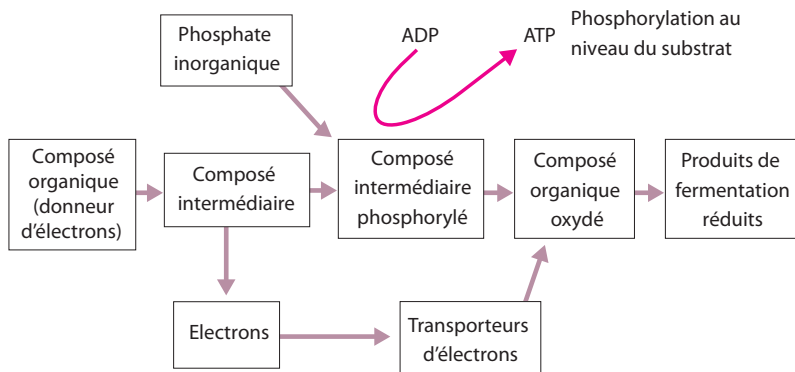


FIGURE 1.7

Schéma général d'une fermentation. D. Prieur, Geslin C. et Payan C., Mini manuel de microbiologie, Dunod, Paris, 2011, figure 3.7

cules organiques ne sont pas fermentescibles, mais outre les glucides simples comme le glucose, de nombreuses bactéries peuvent fermenter des alcools, des acides organiques, des acides aminés, des purines et pyrimidines (constituants de l'ADN), et des composés plus inattendus comme l'acétylène.

Les respirations anaérobies

Une seconde solution, toujours sans utiliser la lumière et en l'absence d'oxygène, consiste à faire interagir des composés chimiques réduits (donneurs d'électrons) et des composés oxydés (accepteurs d'électrons), qu'ils soient (les donneurs comme les accepteurs) inorganiques ou organiques. On parle alors de respirations anaérobies. En voici quelques exemples, classés selon la nature de l'accepteur d'électrons.

Respiration du nitrate

L'ion nitrate (NO_3^-), très répandu dans l'environnement, est fréquemment utilisé comme accepteur d'électrons par de nombreuses bactéries vivant dans le sol ou les sédiments. On parle alors de métabolisme dissimilatif, par distinction du métabolisme assimilatif, non producteur d'énergie, au cours duquel le nitrate utilisé comme source d'azote est réduit, et l'azote assimilé par l'organisme sous forme de groupements aminés NH_2 . Dans le cas du métabolisme dissimilatif, l'ion nitrate peut être réduit par des électrons provenant de molécules organiques, ou de molécules inorganiques comme H_2 ou H_2S . La réduction comprend plusieurs étapes qui donnent successivement, NO_2^- , N_2O , NO , et N_2 . N_2O , NO , et N_2 sont des gaz et s'échappent dans l'atmosphère. Il s'ensuit une « perte » d'azote pour l'environne-

ment où se produit la respiration du nitrate d'où le nom de dénitrification souvent donné à ce processus. De manière minoritaire, la réduction du nitrate conduit aussi parfois à de l'ammoniac (NH_3).

L'ion nitrite (NO_2^-) est le premier composé non-gazeux résultant de la réduction des nitrates. Dans certaines conditions, il peut également servir d'accepteur d'électrons dans un processus dénommé Anammox ou oxydation anaérobie de l'ammonium (NH_4^+), processus produisant également de l'azote moléculaire (N_2).

L'étape finale de la dénitrification et de l'oxydation anaérobie de l'ammonium, le di-azote N_2 , est une forme très stable de l'azote que l'on retrouve majoritairement dans l'atmosphère. Cet azote peut réintégrer les écosystèmes terrestres ou aquatiques, grâce à un processus nommé fixation de l'azote, et réalisé par certaines bactéries. Cependant, contrairement à la réduction du nitrate, la fixation de l'azote ne produit pas d'énergie, mais en consomme.

Respiration des composés soufrés

La forme la plus oxydée du soufre est l'ion sulfate (SO_4^{2-}), particulièrement abondant dans l'eau de mer. Il est utilisé comme accepteur d'électrons par des bactéries nommées bactéries sulfato-réductrices ou BSR, très fréquentes dans les sédiments marins. Comme pour le nitrate, il existe aussi un métabolisme assimilatif réalisé par de nombreux organismes qui trouvent dans l'ion sulfate leur source de soufre, assimilé après réduction sous forme de radicaux SH. Les donneurs d'électrons concernés dans le cas du métabolisme dissimilatif sont très nombreux : l'hydrogène moléculaire (H_2), mais aussi de nombreuses molécules organiques telles que lactate, pyruvate, acétate, fumarate, benzoate, etc. Le produit final de la réduction des sulfates est l'hydrogène sulfuré (H_2S).

Les bactéries sulfo-réductrices réduisent, elles, le soufre élémentaire (S^0) également en hydrogène sulfuré. Comme dans le cas du sulfate, les donneurs d'électrons sont l'hydrogène (H_2) ou diverses molécules organiques, parfois complexes. Des molécules soufrées situées à des niveaux d'oxydation intermédiaires (thiosulfate, sulfite, diméthyl-sulfoxyde) peuvent aussi être utilisées comme accepteurs d'électrons.

Plusieurs composés soufrés de niveau d'oxydation intermédiaire peuvent aussi être employés dans un processus générateur d'énergie particulier, la dismutation. Contrairement à la respiration anaérobie, un seul composé soufré, présent au départ, est transformé en deux composés soufrés, l'un plus réduit et l'autre plus oxydé que le composé initial. Ainsi dans le cas du thiosulfate ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$), un atome de soufre (S) est oxydé en sulfate (SO_4^{2-}) et le second est réduit en hydrogène sulfuré (H_2S).

Respiration du fer et du manganèse

La forme oxydée du fer, l'ion ferrique Fe^{+++} , très abondant dans l'environnement, est un bon accepteur d'électrons employé par d'assez nombreuses bactéries et quelques champignons en présence de donneurs d'électrons inorganiques et organiques. La réduction produit l'ion ferreux Fe^{++} . De nombreuses bactéries peuvent également réduire le manganèse Mn^{4+} en manganèse Mn^{2+} .

Autres accepteurs d'électrons

Composés azotés, soufrés, fer et manganèse sont les plus connus parmi les accepteurs d'électrons inorganiques employés lors des processus de respiration anaérobie. Il en existe beaucoup d'autres tels que le sélénium (SeO_4^{2-}) qui est réduit en sélénite (SeO_3^{2-}), l'arséniate (AsO_4^{3-}) réduit en arsénite (AsO_3^{3-}) ou encore l'ion chlorate (ClO_3^-) réduit en chlorure (Cl^-).

De nombreuses molécules organiques peuvent aussi être utilisées comme accepteurs d'électrons. C'est en particulier le cas du fumarate, réduit en succinate, mais aussi de composés plus complexes comme triméthylamine, diméthyl-sulfoxyde, ainsi que des composés halogénés comme le chlorobenzoate, le tri- et tetrachloroéthylène, ou encore le di-chlorométhane.

Le gaz carbonique (CO_2), accepteur d'électrons

La concentration du gaz carbonique dans l'atmosphère terrestre est inférieure à 0,1 %. Comme nous le verrons dans quelques paragraphes, il joue un rôle essentiel en tant que source de carbone pour les plantes et de nombreuses bactéries qui le réduisent pour l'assimiler. Mais c'est également, dans les milieux dépourvus d'oxygène, un très bon accepteur d'électrons que l'on retrouve dans deux processus : l'acétogénèse et la méthanogénèse.

On donne le nom d'acétogénèse aux processus aboutissant à la formation d'acétate. L'acétate est un produit de fermentation courant, accompagnant l'hydrogène ou le CO_2 . C'est aussi le produit unique de la réduction du CO_2 au cours d'un processus nommé homoacétogénèse. Cette réaction est effectuée par des bactéries appartenant à plusieurs lignées phylogénétiques, anaérobies obligatoires. Les électrons qui réduisent le CO_2 proviennent de l'hydrogène moléculaire (H_2), mais aussi de molécules organiques telles que des sucres, alcools, acides organiques, acides aminés ou composés à un carbone (composés en C_1).

La méthanogénèse, ou production de méthane, est une exclusivité de quelques micro-organismes du Domaine des *Archaea*. On rencontre ces micro-organismes dans des environnements très divers : sédiments des marais ou sédiments marins, digesteurs anaérobies, tubes digestifs de nombreux animaux dont les mammifères,

et même endosymbiontes de protozoaires. Les méthanogènes autotrophes réduisent le CO_2 par des électrons provenant de l'hydrogène, H_2 . Mais en fait, les diverses méthanogènes utilisent en fait de nombreux substrats. Certains sont de type CO_2 : CO_2 , CO , HCOO^- ; d'autres de type méthyle: méthanol (CH_3OH), méthylamine (CH_3NH_2); ou de type acétate (CH_3COOH). Le produit de ces diverses réactions est toujours le méthane, CH_4 .

Le méthane peut à son tour être oxydé, toujours en conditions anaérobies, dans certains environnements comme les sédiments marins. Ce processus que l'on nomme oxydation anaérobie du méthane et dont on ne connaît pas encore tous les rouages, fait en réalité appel à deux types de micro-organismes qui vivent en étroite association: des méthanogènes et des bactéries sulfato-réductrices. Il semble que les méthanogènes dissocient le méthane, CH_4 , en H_2 et CO_2 . Cependant, cette réaction est défavorable (endergonique) sur le plan thermodynamique, en conditions standard ($\text{pH} = 7$, température = 25°C , pression = 1 bar, concentrations des réactifs et produits de réaction = 1M). Les bactéries sulfato-réductrices associées consommeraient l'hydrogène produit pour réduire les sulfates, rendant de ce fait la première réaction légèrement favorable du point de vue thermodynamique. Cette association de deux organismes coopérant ainsi sur le plan métabolique se nomme syntrophie.

Dans ces deux processus générateurs d'énergie, homoacétogénèse et méthanogénèse, lorsque le CO_2 sert d'accepteur d'électrons en présence d'hydrogène, il fournit aussi le carbone nécessaire à la biosynthèse.

Comme nous venons de le voir, les micro-organismes des Domaines *Bacteria* et *Archaea*, ont la possibilité d'utiliser de nombreuses ressources de l'environnement pour assurer leur production d'énergie, en l'absence d'oxygène (O_2) et sans utiliser la lumière. La plupart des respirations anaérobies décrites ci-dessus font intervenir des transporteurs d'électrons localisés dans les membranes. En effet, lorsque la différence de potentiel entre le donneur et l'accepteur est importante, les électrons sont transférés via une série de transporteurs qui changent d'état (oxydé ou réduit) selon qu'ils libèrent ou reçoivent un électron. Parmi ces transporteurs l'on trouve les cytochromes. Ce sont des protéines bâties sur le même modèle, soit un noyau porphyrine contenant du fer, une structure très proche de celle de l'hémoglobine. On retrouve également un noyau porphyrine dans le coenzyme F430 impliqué dans la phase finale de la méthanogénèse, mais c'est du nickel qui est au centre de la structure. Un autre type de molécule, toujours construite autour d'un noyau porphyrine, mais contenant cette fois du magnésium, est impliqué dans une étape majeure de la Vie terrestre: il s'agit de la chlorophylle, à la base de la photosynthèse.

La lumière, source d'énergie

Les organismes phototrophes utilisent la lumière comme source d'énergie primaire. Il s'agit bien sûr des plantes terrestres et aquatiques, mais aussi de certaines *Bacteria*. Ces organismes phototrophes ont en commun de posséder des pigments (le plus connu est la chlorophylle) qui absorbent certaines longueurs d'ondes de la lumière émise par le Soleil. Sous l'influence de la lumière, le niveau d'oxydation de certains composants de ces pigments change. Très oxydés au repos (à l'obscurité), ces composants passent à un état très réduit en environ 3×10^{-12} secondes. Ils libèrent alors des électrons (et reprennent donc leur forme oxydée) qui transitent le long d'une chaîne de transporteurs d'électrons, jusqu'à la forme oxydée de ce composant, et le processus reprend. Au cours de ce processus, de l'ATP est synthétisé. L'ensemble de ces mécanismes qui permettent aux organismes phototrophes de transformer de l'énergie lumineuse en énergie chimique sous forme d'ATP, se nomme la photosynthèse. L'énergie ainsi obtenue permet aux phototrophes de synthétiser, entre autres, des macromolécules carbonées (protéines, glucides, lipides et acides nucléiques). Le carbone à l'origine de ces macromolécules se trouve dans l'environnement sous forme de molécules organiques ou de CO_2 . La transformation de CO_2 (on parle de fixation) en molécules organiques carbonées nécessite que l'atome de carbone (C) soit réduit au cours du processus, ce qui nécessite un pouvoir réducteur et donc un apport d'électrons provenant de l'environnement. Ces électrons peuvent provenir de diverses molécules réduites, on parle alors de photosynthèse anoxygénique, ou de la photolyse de l'eau dans le cas de la photosynthèse oxygénique.

La photosynthèse anoxygénique est réalisée essentiellement par des *Bacteria* appartenant à diverses lignées phylogénétiques: les bactéries vertes, les bactéries pourpres et les Héliobactéries. Le pigment le plus répandu chez ces organismes est la bactériochlorophylle *a*, qui absorbe la lumière principalement aux longueurs d'onde de 360, 805 et 870 nm. Tous les éléments nécessaires à ces réactions constituent le photosystème I. Certains de ces phototrophes anoxygéniques sont hétérotrophes, c'est-à-dire qu'ils utilisent des molécules de carbone organique présentes dans leur environnement comme source de carbone. D'autres sont par contre autotrophes, et utilisent le CO_2 comme source de carbone. Le CO_2 doit être réduit pour être incorporé dans des molécules organiques comme le fructose 6-phosphate, au cours d'une série de transformations nommées cycle de Calvin. Le pouvoir réducteur vient du coenzyme NADPH (nicotinamide adénine dinucléotide-phosphate), provenant de la réduction de la forme oxydée NADP^+ . Les électrons nécessaires à la réduction de NADP^+ proviennent de molécules environnementales, organiques, mais aussi minérales comme H_2S , S^0 , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ou Fe^{2+} .

Les phototrophes oxygéniques (plantes, algues macro et microscopiques et certaines *Bacteria* nommées les cyanobactéries) possèdent, outre le photosystème I, un autre ensemble de composés formant le photosystème II. Les chlorophylles contenues dans ces deux photosystèmes absorbent la lumière à des longueurs d'onde différentes, respectivement 700 et 680 nm. La photosynthèse oxygénique fonctionne selon le même principe de base que la photosynthèse anoxygénique, même si deux photosystèmes interviennent : une molécule de pigment à l'état oxydée au repos atteint sous l'influence de la lumière un potentiel électronégatif, entraînant une libération d'électrons qui transitent le long d'une chaîne de transporteurs, le tout s'accompagnant de la formation d'une force proton motrice permettant la synthèse d'ATP. Le point important est que, sous l'influence de la lumière, une molécule d'eau est dissociée au niveau du photosystème II. Il en résulte une libération d'électrons qui apportent du pouvoir réducteur au processus, de protons qui contribuent à la mise en place d'une force proton motrice, et enfin à la libération de dioxygène, O₂. Un accepteur d'électrons particulièrement performant vient d'entrer en scène !

Pour être complet quant aux métabolismes phototrophes, il convient de décrire brièvement un processus employé par certaines *Archaea* halophiles extrêmes vivant dans des milieux hypersalés tels que les marais salants. Ces micro-organismes aérobies synthétisent en conditions de faible oxygénation une protéine membranaire nommée bactériorhodopsine, associée au rétinol, une molécule de type caroténoïde. Lorsque la bactériorhodopsine absorbe la lumière à une longueur d'onde de 570 nm, le rétinol passe d'une configuration *trans*, en configuration *cis*. Cette transformation s'accompagne d'une translocation de protons à l'extérieur de la membrane, produisant une force proton motrice qui permet la synthèse d'ATP.

L'oxygène accepteur d'électrons : les respirations aérobies

L'eau et la lumière étant abondants sur la planète Terre, la photosynthèse oxygénique devient de plus en plus prépondérante. La production primaire végétale prend son essor. En libérant de l'oxygène, les végétaux modifient l'atmosphère qui s'enrichit progressivement en un nouvel accepteur d'électrons très performant, le dioxygène O₂. Les respirations aérobies sont désormais possibles.

Oxydation de l'hydrogène

L'hydrogène, très abondant dans les gaz volcaniques, produit également par les métabolismes de fermentations est un très bon donneur d'électrons. Les hydro-

génobactéries, qu'elles soient autotrophes ou hétérotrophes, peuvent l'oxyder en présence d'oxygène produisant ainsi de l'eau. Chez les hydrogénobactéries autotrophes, l'ATP permet la fixation du CO_2 via le cycle de Calvin.

Oxydation du fer et du manganèse

Le fer ferreux, Fe^{2+} , s'oxyde très rapidement en Fe^{3+} en présence d'oxygène. Tout le monde connaît le fer rouillé ! C'est effectivement le cas à pH neutre et l'oxydation est purement chimique. Par contre, à pH acide, Fe^{2+} est stable en présence d'oxygène. Les ferro-bactéries l'utilisent alors comme donneur d'électrons, la réaction d'oxydation donnant du Fe^{3+} . Nous retrouverons plus loin les ferro-bactéries en tant qu'organismes acidophiles vivant en milieu acide. Les potentiels d'oxydo-réduction des couples $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$ et $\frac{1}{2} \text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$ sont très proches. Par conséquent, la quantité d'énergie produite est très faible, et les ferrobactéries ne produisent donc que très peu de biomasse. Mais ce peu d'énergie est obtenu au prix de l'oxydation de grandes quantités de fer ferreux, accumulé dans l'environnement sous forme d'hydroxyde de fer ($\text{Fe}(\text{OH}_3)$), insoluble.

Les bactéries étant de très petite taille (il ne faut pas l'oublier), elles peuvent être localisées à la frontière invisible séparant des milieux aux caractéristiques différentes, milieux aérobie et anaérobie par exemple. Dans ces conditions, même à pH neutre on trouve des bactéries susceptibles d'oxyder le fer ferreux, stable du côté anaérobie, avec l'oxygène situé de l'autre côté de cette frontière chimique.

Le manganèse peut également être oxydé par des bactéries hétérotrophes, mais on ne sait pas si elles obtiennent de l'énergie de cette oxydation.

Oxydation du soufre

De nombreux composés soufrés réduits peuvent être utilisés comme donneurs d'électrons, et ce, par une grande diversité de bactéries non-photosynthétiques. C'est l'étude de ces bactéries qui a permis à S. Winogradsky de développer, au début des années 50, le concept de chimiolithotrophie. Les composés soufrés les plus communément utilisés comme sources d'énergie sont l'hydrogène sulfuré (H_2S), le soufre élémentaire (S^0) et le thiosulfate ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$). Le produit final de l'oxydation est le plus souvent l'ion sulfate (SO_4^{2-}), accompagné de protons H^+ , ce qui conduit à l'acidification du milieu. De nombreuses bactéries sulfo-oxydantes sont donc aussi acidophiles.

L'oxydation de la plupart des composés soufrés réduit se produit par étapes, la première produisant du soufre élémentaire S^0 . Certaines bactéries accumulent le soufre ainsi formé à l'intérieur de la cellule. Ce soufre intracellulaire peut consti-

tuer une réserve d'énergie quand H_2S est épuisé. Le soufre élémentaire étant insoluble, qu'il soit intracellulaire ou extracellulaire, sa solubilisation nécessite l'intervention de protéines spécifiques qui le réduisent en ions HS^- .

Oxydation de l'azote

Les composés azotés inorganiques les plus souvent utilisés comme donneurs d'électrons sont l'ammoniac (NH_3) et l'ion nitrite (NO_2^-). Les bactéries qui oxydent ces composés en présence d'oxygène sont nommées les bactéries nitrifiantes. Elles sont en fait réparties en deux groupes : le groupe des bactéries nitrosantes, telles que *Nitrosomonas* oxyde NH_3 en NO_2^- ; le groupe des bactéries nitratantes, telle que *Nitrobacter* oxyde NO_2^- en NO_3^- . La première réaction s'effectue en deux temps. Tout d'abord NH_3 est oxydé en hydroxylamine (NH_2OH) sans qu'il y ait d'énergie libérée à cette étape, puis NH_2OH est oxydé en nitrite. Les couples d'oxydo-réduction concernés dans ces réactions ont des potentiels très proches. En conséquence, très peu d'énergie est obtenue et la formation de biomasse est faible. Ces bactéries n'en sont pas moins très actives. Elles doivent oxyder de grandes quantités de substrats pour assurer leurs besoins, et produisent donc de grandes quantités de nitrites et nitrates. En raison de leur complémentarité métabolique, elles vivent en étroite association. Ces bactéries nitrifiantes fixent le CO_2 en carbone organique via le cycle de Calvin. Elles présentent la particularité de posséder un système très organisé de membranes internes qui sont le siège d'une partie des activités enzymatiques liées au métabolisme.

Oxydation des composés en C_1

On nomme ainsi les composés ne contenant qu'un seul atome de carbone. Le plus simple est le méthane, CH_4 , très répandu dans la nature et provenant soit de l'activité volcanique, soit de l'activité métabolique des *Archaea* méthanogènes. On nomme méthanotrophes les bactéries qui oxydent le méthane et d'autres composés en C_1 , en présence d'oxygène. Les méthylotrophes, quant à eux, n'oxydent que des composés en C_1 et des molécules organiques plus complexes.

L'oxydation du méthane s'effectue en plusieurs étapes jusqu'au bicarbonate, via le méthanol, le formaldéhyde et le formate. La première enzyme impliquée dans le processus d'oxydation est une méthane-mono-oxygénase, dont la structure est très proche de l'ammonium mono-oxygénase des bactéries nitrosantes. Les méthanotrophes peuvent d'ailleurs oxyder parfois l'ammonium. Sur le plan morphologique, les bactéries méthanotrophes et méthylotrophes possèdent aussi des membranes internes très semblables à celles des bactéries nitrifiantes.

Les bactéries carboxydotrophes sont-elles responsables de l'oxydation du monoxyde de carbone, CO. Une fois CO oxydé en CO₂, ce composé peut être utilisé comme source de carbone via le cycle de Calvin.

Oxydation des composés organiques

Il n'existe pas de molécule organique naturelle qui ne puisse être utilisée comme source d'énergie et de carbone par des bactéries en présence d'oxygène. Ces molécules organiques sont des monomères (acides aminés, hexoses, pentoses, acides gras), mais aussi des polymères (protéines, cellulose, amidon, lipides, hydrocarbures, etc.). Même des molécules possédant des noyaux benzéniques comme l'acide 2,4,5-trichlorophénoacétique peuvent être oxydées par des bactéries. Les composés organiques xénobiotiques introduits dans les environnements naturels par les activités humaines (pesticides, polychlorobiphényles) peuvent également être dégradés par certaines bactéries, mais au cours de processus relativement longs.

En résumé

Plusieurs enseignements peuvent être tirés de cette rapide revue des métabolismes énergétiques.

Les organismes vivants actuels, dans leur ensemble, transforment le monde chimique qui les entoure, recyclent les différentes molécules, et sont en partie responsables de l'environnement chimique de la planète Terre. La présence abondante de l'oxygène dans l'atmosphère terrestre en est la preuve la plus évidente.

En terme de diversité des molécules concernées, l'essentiel des transformations chimiques est surtout la conséquence du métabolisme des *Bacteria* et des *Archaea*.

Dans leur ensemble, *Bacteria* et *Archaea* présentent une diversité métabolique extraordinaire et savent exploiter de très nombreuses sources d'énergie. Cela leur a permis, au cours de l'histoire de la vie sur Terre, de coloniser tous les compartiments de la planète, dans la limite bien sûr de leurs aptitudes à résister aux contraintes physico-chimiques. Ce sont ces aptitudes que nous allons découvrir dans les chapitres qui suivent.

Glossaire

Accepteur d'électrons

Molécule oxydée pouvant recevoir des électrons provenant d'une molécule plus réduite (donneur d'électrons)

Accréter/accrétion

Formation et accroissement d'un objet (par exemple une planète) par agglomération de matière

Acétogénèse

Métabolisme microbien dont le produit est de l'acide acétique seul (homoacétogénèse) ou de l'acide acétique et d'autres molécules

Acide nucléique

Polymère de nucléotides, support de l'information génétique. On distingue l'Arn (acide ribonucléique) et l'ADN (acide désoxyribonucléique)

Acides gras

Principaux constituants des lipides des *Bacteria* et *Eukarya*, ils possèdent à la fois des propriétés hydrophiles et hydrophobes. Ils peuvent être saturés (pas de double liaison), mono ou poly-insaturés

(une ou plusieurs double liaisons), ou ramifiés

Acidophile

Se dit des organismes vivant préférentiellement dans un milieu à pH acide ($\text{pH} < 7$)

ADN

Acide désoxyribonucléique, polymère composé de nucléotides dont le sucre constitutif est le désoxyribose, et organisé en une double hélice. Support de l'information génétique chez les organismes des 3 domaines du vivant, ainsi que chez certains virus.

ADN double brin

Molécule ou fragment d'ADN organisé en double hélice

ADN simple brin

Fragment de molécule d'ADN non organisé en double hélice

Alcaliphile

Se dit des organismes vivant à pH basique (alcalin), soit $\text{pH} > 7$

Amazonien

Époque de l'histoire de Mars correspondant à une période vieille selon les échelles de moins de 1,8 ou 3,2 milliards d'années

Amphipodes

Crustacés marins de petite taille, aplatis latéralement (puce de mer)

Anaérobie

Se dit d'un organisme, ou d'une réaction, ne nécessitant pas d'oxygène

Antipporteur

Protéine membranaire impliquée dans le transport de substances à travers la membrane cytoplasmique. Une substance est transportée vers l'extérieur de la cellule et simultanément une autre est transportée vers l'intérieur

Archaea

L'un des 3 Domaines du vivant, composé d'organismes de petite taille, de structure procaryotique

Archéen

Époque de l'histoire de la Terre comprise entre 4 et 2,5 milliards d'années avant le présent

ARN

Acide ribonucléique, polymère constitué de nucléotides dont le sucre constitutif est le ribose. Support de l'information génétique chez certains virus. Dans les organismes organisés en cellules, on distingue :

Les ARN de transfert ou ARNt, non codants, impliqués dans le transfert des acides aminés vers les ribosomes lors de la synthèse des protéines

Les ARN messagers ou ARNm, codants, temporaires, sont des copies des gènes

destinés à être traduits en protéines au niveau des ribosomes

Les ARN ribosomiques, ou ARNr, localisés dans les ribosomes, interviennent lors de la synthèse des protéines. Présents, avec les mêmes fonctions chez tous les organismes des 3 Domaines du vivant, ils sont utilisés dans la construction des arbres phylogénétiques

Ascomycètes

Catégorie de champignons dont les spores sont localisées dans des cellules reproductrices nommées asques. Les levures, les truffes, sont des ascomycètes

Asthénosphère

Partie visqueuse du manteau supérieur de la Terre sur laquelle se déplacent les plaques tectoniques

Astrobiologie

Traduction du terme anglo saxon : Astrobiology. Étude de la vie et de son évolution sur Terre et dans l'Univers. Les francophones utilisent souvent Exobiologie

ATP

Adénosine tri-phosphate. Molécule de stockage de l'énergie utilisée par tous les organismes vivants. Elle est synthétisée par les ATPsynthases ou ATPases, enzymes également capables de la dégrader pour en libérer l'énergie.

Autotrophe et Autotrophie

Organismes utilisant du carbone inorganique (CO₂) comme source de carbone pour la synthèse de leur matière organique. Selon la source d'énergie utilisée (lumière ou chimie), on parle de photo-autotrophe ou de chimio-autotrophe

Bacteria

L'un des 3 domaines du vivant, composé d'organismes de petite taille, de structure procaryotique, parfois appelées Eubactéries

Bactéries pourpres

Micro-organismes du Domaine des *Bacteria*, appartenant aux Proteobacteria, et capables de photosynthèse anoxygénique

Bactéries vertes

Micro-organismes du Domaine des *Bacteria* formant deux lignées phylogénétiques distinctes, bactéries vertes sulfureuses et bactéries vertes non sulfureuses. Elles réalisent la photosynthèse anoxygénique

Bactérioplancton

Fraction du plancton constitué par les bactéries (au sens large). Le plancton désigne l'ensemble des organismes aquatiques vivant libre dans l'eau et dont les mouvements ne leur permettent pas de s'affranchir des mouvements des masses d'eau. À l'opposé, les poissons qui constituent le necton, peuvent nager à contre courant

Bactériorhodopsine

Molécule pigmentée photosensible de nature protéique localisée dans la membrane cytoplasmique de certaines *Archaea* halophiles extrêmes. Son changement de configuration (cis/trans) génère une force proton motrice productrice d'énergie

Barophiles

Se dit des organismes dont la croissance est favorisée par de fortes pressions hydrostatiques. On utilise désormais le terme piézophile

Benthique

Se dit des organismes vivant sur le fond de la mer (ou d'un lac) ainsi que dans les

sédiments. L'ensemble forme le Benthos, par opposition au plancton qui vit dans la masse d'eau

Bioremédiation

Dépollution à l'aide de micro-organismes d'environnements pollués par des hydrocarbures, des métaux lourds, etc.

Cambrien

Époque de l'histoire de la Terre comprise entre 540 et 488 millions d'années, au cours de laquelle sont apparus de très nombreuses nouvelles espèces de métazoaires

Carboxydotropie

SE dit des micro-organismes qui utilisent le monoxyde de carbone, CO

Cellule

Unité de base des organismes des 3 Domaines du vivant. Une cellule est constituée d'une membrane cytoplasmique renfermant le matériel génétique (chromosome) et l'ensemble des autres constituants cellulaires : le cytoplasme

Cénancêtre

Nom donné au dernier ancêtre commun à tous les organismes vivants. Équivalent à LUCA (Last Universal Common Ancestor ou dernier ancêtre commun universel)

Chaperone

Protéine facilitant le repliement des protéines

Chert

Roche sédimentaire à grain très fin, formée de microstructures de silice

Chimiotropie

Se dit des organismes utilisant une réaction chimique pour l'obtention d'énergie

L'alternative est l'utilisation de la lumière par les phototrophes

Chimio-organotrophe

Dans ce cas, le donneur d'électrons est une molécule organique

Chimio-autotrophe

L'énergie obtenue d'une réaction chimique permet l'utilisation de CO₂ comme source de carbone pour la biosynthèse

Chimiolithotrophe

Dans ce cas, le donneur d'électrons est une molécule inorganique

Chlorophylle

Famille de pigments photosensibles impliqués dans la photosynthèse

Chondrites

Catégorie de météorite pierreuse, n'ayant pas été fondue. Elles contiennent de petits agrégats sphériques constitués essentiellement d'olivine et de pyroxène, deux minéraux silicatés

Chromosome

Élément génétique constitué d'ADN et portant les gènes nécessaires au fonctionnement de la cellule. Molécule généralement unique d'ADN chez les Procaryotes, ils possèdent chez les Eucaryotes une structure complexe et leur nombre varie selon les espèces de 2 à plus d'un millier

Ciliés

Protozoaires (*Eukarya*) unicellulaires très mobiles grâce à de nombreux cils

Coenzyme

Petite molécule organique (non protéine) associée à une enzyme

Crenarchaeota

Une des lignées majeures des *Archaea*, constituée d'hyperthermophiles, mais aussi de psychrophiles

Croûte

Enveloppe externe et solide de la Terre. La croûte océanique, basaltique, d'une épaisseur moyenne de 7 km forme le fond des océans. La croûte continentale, formée de granites, plus épaisse (30-80 km) forme les continents

Cryovolcanisme

Volcanisme froid résultant de l'éjection de matériaux initialement gelés, qui entrent en fusion et se solidifient ensuite

Cyanophycées

Organismes du Domaine des *Bacteria* réalisant la photosynthèse oxygénique. Autrefois nommées (à tort) algues bleues ou blue green algae

Cycle de Calvin

Ensemble de réactions biochimiques utilisées par de nombreux autotrophes pour la fixation du CO₂

Cytochromes

Molécules de nature protéique, contenant un noyau porphyrique avec du fer. Les cytochromes peuvent se trouver sous une forme réduite ou oxydée et interviennent dans le transport des électrons entre le donneur et l'accepteur

Cytoplasme

Totalité du contenu d'une cellule à l'exception du noyau ou du nucléoïde, à l'intérieur de la membrane cytoplasmique

Désoxyribose

Sucre (ose) caractéristique de l'ADN

Diatomées

Organismes unicellulaires eucaryotes photosynthétiques de la lignée des algues brunes. Une de leur particularité est leur « squelette » externe (frustule) constitué de silice

Dinoflagellés

Organismes unicellulaires eucaryotes photosynthétiques, et munis de flagelles

Disques circumstellaires

Très vastes disques de poussières (plusieurs centaines d'UA) entourant les jeunes étoiles

Donneur d'électrons

Molécule (organique ou inorganique) libérant un ou des électrons qui seront repris par une autre molécule, moins réduite, donc plus oxydée, l'accepteur d'électrons

Enantiomères

Molécules de formules chimiques identiques, dont l'une est l'image de l'autre dans un miroir

Endospore

Cellules différenciées, très résistantes à la chaleur et à divers agents physiques et chimiques, produites par certains organismes du Domaine des *Bacteria*, confrontés à des conditions défavorables

Endosymbiontes

Organisme vivant en symbiose (association) avec un organisme de plus grande taille, et situé à l'intérieur de ce dernier

Énergie d'activation

Énergie nécessaire pour activer les substrats d'une réaction enzymatique et permettre cette réaction

Enzymes

Molécule protéique dont le rôle est de catalyser (augmenter la vitesse) une réaction chimique particulière

Enzymes extracellulaires

Enzyme excrétée à l'extérieur de la cellule

Eucaryotes

Type de structure cellulaire dans laquelle le matériel génétique est séparé du cytoplasme par une membrane nucléaire, le tout formant le noyau

Eukarya

L'un des 3 domaines du vivant rassemblant des organismes uni ou pluricellulaires, de petite ou de grande taille, de structure eucaryote

Euryarchaeota

Une des lignées majeures des *Archaea*, constituée d'hyperthermophiles, de méthanogènes et d'halophiles extrêmes

Exobiologie

Terme proposé par Joshua Lederberg (Prix Nobel de Médecine en 1958) pour nommer la science pluridisciplinaire consacrée à l'étude de la Vie, de son origine et de son évolution sur Terre et dans l'Univers

Exoplanète

Planète située en dehors de notre système solaire. On dit aussi planète extrasolaire

Exopolysaccharides

Polymères formés de sucres et parfois autres types de molécules, localisés ou excrétés à l'extérieur de la cellule

Extrêmophile

Se dit d'organisme tolérant ou nécessitant pour un ou plusieurs paramètres physico-chimiques, des valeurs proches des limites connues pour la Vie

Fermentation

Métabolisme énergétique producteur d'ATP pratiqué en l'absence d'oxygène, et nécessitant seulement une molécule organique. Ce terme est aussi employé pour désigner une culture microbienne en conditions contrôlées dans un bioréacteur encore appelé fermenteur

Ferro-bactéries

Bactéries du Domaine des *Bacteria* utilisant le fer ferreux (Fe^{2+}) comme donneur d'électrons

Firmicutes

Lignées du Domaine des *Bacteria* dont la paroi a une structure Gram+

Flagellés

Organisme eucaryote unicellulaire mobile par un flagelle se mouvant comme un fouet

Force proton-motrice

Le transfert d'électrons d'un donneur vers un accepteur au sein d'une membrane cytoplasmique génère une différence de potentiel et un gradient de protons de part et d'autre de la membrane. Ce gradient de proton est utilisé par les ATPases pour former de l'ATP, d'où le nom de force proton-motrice

Force sodium-motrice

Dans ce cas, c'est un gradient de sodium qui se forme et permet la synthèse d'ATP

Gène

Fragment d'ADN comportant l'ensemble de l'information génétique permettant la synthèse d'une protéine particulière

Génome

Ensemble du matériel génétique d'un organisme (régions codantes et non codantes) porté par le ou les chromosomes, ainsi que par les éléments extra chromosomiques comme les plasmides

Géocroiseur

Astéroïde dont l'orbite peut l'amener à approcher de près la Terre, voire d'entrer en collision

Glace d'accrétion

Glace formée sur une surface solide. Dans le cas des lacs sous glaciaires, l'eau qui gèle au contact de la glace de glacier

Glycoprotéine

Molécule complexe formée de polysaccharides et de protéines

Gneiss

Type de roche métamorphique (transformée sous l'action d'agents physiques ou chimiques) contenant principalement du quartz, du mica et du feldspath

Hadéen

Première époque de l'histoire de la Terre comprise entre son origine et 4 milliards d'années avant le présent

Halophiles extrêmes

Organismes du Domaine des *Archaea* nécessitant des concentrations élevées de chlorure de sodium

Héliobactéries

Organismes de la lignée des Firmicutes (*Bacteria*) pratiquant un type de photosynthèse anoxygénique

Hespérien

Deuxième époque de l'histoire de Mars, comprise selon les échelles entre 3,7-3,2 et 3,5-1,8 milliards d'années avant le présent

Hétérotrophe

Se dit d'un organisme utilisant du carbone organique comme source de carbone pour la biosynthèse

Homéotherme

Se dit d'un organisme capable de réguler sa température interne indépendamment de celle du milieu ambiant, en fait les oiseaux et les mammifères

Hyperthermophile

Se dit des organismes vivant préférentiellement (croissance maximale) à des températures égales ou supérieures à 80 °C

Lithosphère

Enveloppe rigide de la Terre formée de la croûte et d'une partie du manteau. Elle est divisée en plaques tectoniques

Lithotrophe

Se dit d'un organisme qui utilise des molécules inorganiques comme donneurs d'électrons

Loi d'Arrhenius

En chimie, loi permettant de décrire la vitesse d'une réaction chimique en fonction de la température

LUCA

Last Universal Common Ancestor, ou dernier ancêtre commun universel. Voir Cénancêtre

Lyophilisation

Procédé de séchage des aliments ou de cellules par sublimation (l'eau passe de

l'état glace à l'état vapeur, sans passer par l'état liquide). Notez que les cellules lyophilisées ne sont pas tuées par le processus

Macromolécule

Polymère formé de monomères reliés par des liaisons covalentes. Pour les biochimistes, il s'agit des protéines, des lipides, des polysaccharides et des acides nucléiques

Membrane cytoplasmique

Membrane semi-perméable (composée essentiellement de lipides, mais aussi de protéines et de polysaccharides) séparant le cytoplasme d'une cellule du milieu extérieur. Peut être complétée par une paroi

Mésophile

Se dit d'organismes vivant à des températures modérées (15-50 degrés)

Métabolisme

Ensemble des réactions chimiques à l'intérieur d'une cellule. On distingue le catabolisme (réactions permettant l'obtention d'énergie) et l'anabolisme (réactions permettant la synthèse, biosynthèse, de constituants cellulaires)

Métabolisme assimilatif

Utilisation d'une molécule de l'environnement comme source d'un élément chimique pour les biosynthèses

Métabolisme dissimilatif

Utilisation d'une molécule de l'environnement comme source d'énergie (donneur d'électrons)

Méthallothionéine

Petite protéine contenant de la cystéine (acide aminé soufré), et possédant de fortes affinités avec les ions métalliques

Méthanogène

Organisme produisant du méthane lors de son métabolisme. Ce métabolisme n'est connu que chez plusieurs lignées du Domaine des *Archaea*

Mixotrophe

Se dit des organismes obtenant leur énergie de l'oxydation d'un composé inorganique, mais utilisant des molécules organiques comme source de carbone

Monomère

Type de molécule chimique relativement simple (acide aminé, ose, etc.), susceptible d'être associés à d'autres molécules de même type pour former des polymères

Mutation

Modification de la séquence nucléotidique d'un acide nucléique, et transmise de manière héréditaire

Nanoarchaeota

Organismes du Domaine des *Archaea*, de très petite taille, et vivant en parasites d'autres *Archaea*

NEO

Near Earth Object, voir Géocroiseur

Neutrophile

Se dit d'organismes vivant à des pH proches de la neutralité (pH=7)

Noachien

Première époque (plus de 3,5-7 milliards d'années) de l'histoire martienne

Nucléoïde

Nom donné à la molécule d'ADN circulaire double brin constituant le matériel génétique (à l'exception des plasmides) des procaryotes, lorsqu'elle se trouve sous une forme compactée

Nucléotide

Monomère constitutif des acides nucléiques. Un nucléotide est composé d'une base azotée (Adénine, Guanine, Cytosine, Thymine ou uracyle dans le cas de l'ARN), d'un groupement phosphate et d'un sucre ou ose (ribose pour l'ARN, désoxyribose pour l'ADN). Cet ensemble porte le nom de nucléoside lorsqu'il est dépourvu de groupement phosphate

Oligotrophe

Se dit d'un milieu ou d'un organisme pauvre en matière organique, ou en consommant en faible quantité

Opéron

Ensemble de gènes dont l'expression (transcription en ARNm puis traduction en protéines) est contrôlée par un seul opérateur

Organotrophe

Se dit d'un organisme utilisant des molécules organiques comme sources d'énergie (donneurs d'électrons)

Ose

Terme correct en chimie pour désigner un « sucre ». Monomère comportant au moins 3 atomes de carbone. Le glucose est un hexose, donc possédant 6 carbones

Paire de bases

Dans une molécule d'ADN les bases situées sur les deux brins formant la double hélice sont appariées. Ainsi, une adénine sur un brin sera toujours appariée à une thymine sur l'autre brin, de même une guanine sera toujours appariée à une cytosine. Pour exprimer la taille d'une molécule d'ADN ou d'un gène, un brin n'allant pas sans l'autre qui lui est complémentaire, on utilise le nombre de paire de bases contenues dans la molé-

cule ou le gène. Pour les génomes on emploie l'unité kilobase (kb)

Panspermie

Théorie selon laquelle la Vie terrestre résulterait d'apports extraterrestres

Paroi

Enveloppes externes de certaines cellules (à l'extérieur de la membrane cytoplasmique)

Pasteurisation

Procédé de conservation des aliments par chauffage entre 62 et 88 °C pendant une durée déterminée, puis refroidissement brusque

PCR

Polymerase chain reaction ou réaction de polymérisation en chaîne. Technique permettant l'amplification au laboratoire d'une séquence spécifique d'ADN

Peptidoglycane

Polymère de la paroi des *Bacteria* constitué de polysaccharides organisés en feuillets, et reliés par des ponts peptidiques

Périplasme

Chez les bactéries Gram-, espace compris entre la membrane cytoplasmique et la face interne de la membrane externe. Nommé aussi espace périplasmique

Permafrosts

Sol dont la température se maintient à 0 °C ou moins, pendant au moins deux années consécutives. Terme équivalent : pergélisol

Permien

Dernière époque de l'ère primaire dans l'histoire de la Terre, comprise entre 290 et 250 millions d'années

Photosynthèse

Processus métabolique utilisant l'énergie lumineuse pour la production d'ATP, et la synthèse de matière organique

Phototrophe

Se dit des organismes utilisant la lumière comme source d'énergie

Phylum, au pluriel phyla

Terme de systématique indiquant un embranchement, une lignée

Phylogénie, phylogénétique

Étude des relations de parenté, évolutives, entre les organismes vivants

Piézophile

Se dit des organismes dont la croissance est favorisée par de fortes pressions hydrostatiques. On le préfère désormais au terme barophile

Planète extrasolaire

Voir exoplanète

Planète habitable

Planète susceptible d'abriter une Vie du type de la Vie terrestre, et possédant des caractéristiques permettant l'existence d'eau sous forme liquide

Planétésimaux

Objets (1 km) formés par agglomérations de grains, dans un disque circum-stellaire, à l'origine des planètes

Plaque lithosphérique

Morceau de la lithosphère qui se déplace sur l'asténosphère

Plasmides

Élément génétique constitué d'une molécule circulaire d'ADN. Plus petits que les chromosomes bactériens, il peut en exis-

ter de plusieurs types dans une même cellule. Ils ne portent pas les gènes indispensables, mais des gènes comme ceux impliqués dans la résistance aux métaux. Certains plasmides sont mobiles et peuvent être transmis d'une cellule à l'autre

Poly-extrêmophile

Se dit d'organismes présentant des caractéristiques d'extrémophilie pour plus d'un paramètre

Polymère

Ensemble de monomères, le plus souvent de même type

Porine

Protéine membranaire fonctionnant comme un canal

Porphyrine

Structure chimique formée par condensation de 4 noyaux pyrrole. Divers métaux peuvent y être incorporés: du magnésium dans les chlorophylles, du fer dans les cytochromes

Potentiel membranaire

Résultat du transport d'électrons, la membrane accumule des charges négatives à l'intérieur et des charges positives à l'extérieur

Prions

Agent pathogène formé d'une protéine à la configuration anormale (sans acide nucléique) et de nature infectieuse

Procaryotes

Organismes de petite taille dont le matériel génétique n'est pas séparé du cytoplasme par une membrane

Protéine

Polymère d'acides aminés

Proteobacteria

Ensemble complexe et diversifié du Domaine des *Bacteria*

Protérozoïque

Époque de l'histoire de la Terre faisant suite à l'Archéen et compris entre 2,5 milliards et 500 millions d'années

Protoplaste

Cellule délimitée par sa membrane cytoplasmique, après élimination de la paroi

Psychrophile

Se dit d'un organisme vivant préférentiellement à basse température

Racémique

Mélange en proportions égales des deux énantiomères d'une même molécule

Réplication

À partir d'une molécule d'ADN, processus conduisant à deux molécules d'ADN identiques. Ce processus précède la division cellulaire

Respiration

Métabolisme énergétique impliquant un donneur et un accepteur d'électrons

Ribose

Ose constitutive de l'ARN, découvert au Rockefeller Institute of Biochemistry, d'où son nom

Ribosome

Particule cytoplasmique constitué d'ARN ribosomique et de protéines, et impliqué dans le processus de synthèse des protéines

Ribozyne

ARN possédant des propriétés catalytiques

Ride médio-océanique

Relief sous-marin situé à la limite de deux plaques lithosphériques divergentes. Encore nommées dorsales, ces reliefs totalisent environ 60 000 km

ROV

Remotely operated vehicle: engin commandé à distance

Soluté compatible

Molécule soluble, accumulée dans le cytoplasme, afin d'équilibrer la pression osmotique

Symporteur

Protéine membranaire impliquée dans le transport simultanée de deux substances à travers la membrane cytoplasmique

Syntrophie

Couplage de deux métabolismes complémentaires par deux organismes

Tardigrades

Petits animaux invertébrés caractérisés par leur résistance à de nombreuses contraintes physico-chimiques comme la dessiccation

Taux de croissance

Grandeur exprimant la vitesse de croissance d'une population

Tectonique des plaques

Modèle décrivant les mouvements des plaques tectoniques

Tellurique

Se dit des planètes constituées de roches et de métaux, par opposition aux planètes gazeuses

Temps de doublement

ou temps de génération. Durée nécessaire pour qu'une population cellulaire double ses effectifs

Thermophile

Se dit des organismes vivant préférentiellement à 60 °C ou plus

Traduction

Synthèse des protéines à partir de l'information contenue dans les ARNm

Transcription

Copie de l'information d'un fragment d'ADN (un gène) en une molécule d'ARNm

UA

Unité astronomique: distance de la Terre au Soleil, soit 149,6 millions de kilomètres

Viroïde

Petite molécule d'ARN simple brin circulaire

Virus

Élément génétique contenant de l'ARN ou de l'ADN, se répliquant dans des cellules hôtes en utilisant leur machinerie génétique. Existe aussi sous forme libre. L'acide nucléique du virion est protégé par une enveloppe (capside) formée de protéines, et parfois d'autres molécules

Bibliographie

BERTRAND Jean-Claude, CAUMETTE Pierre, LEBARON Philippe, MATHERON Robert, NORMAND Philippe, *Écologie microbienne; microbiologie des milieux naturels et anthropisés*, 1002 p., 2011, Presses universitaires de Pau et des pays de l'Adour.

GARGAUD Muriel, DESPOIS Didier, PARISOT Jean-Paul, *L'environnement de la Terre primitive*, 575 p., 2001, Presses Universitaires de Bordeaux.

GARGAUD Muriel, MARTIN Hervé, LOPEZ-GARCIA, *Purification*, MONTMERLE Thierry, PASCAL Robert, *Le Soleil, la Terre... la Vie; La quête des origines*, 300 p. 2009, Belin.

GERDAY Charles et GLANSDORFF Nicolas, *Physiology and biochemistry of extremophiles*, 2007, ASM Press.

HORNECK Gerda, RETTBERG Petra, *Complete Course in Astrobiology*, 412 p., 2077, Wiley.

KELLY BEATTY John, COLLINS PETERSEN Carolyn, CHAIKIN Andrew, *The new Solar System*, fourth édition, 420 p., 1999, Cambridge University Press.

LAUBIER Lucien, *Vingt mille vies sous la mer*, 232 p., 1992, Odile Jacob.

MADIGAN Michael, MARTINKO John, Brock : *Biologie des micro-organismes*, 11^e édition, traduction française, 1047 p., 2007, Pearson Education France.

PELMONT Jean, *Bactéries et environnement*, 899 p., 1993, Presses Universitaires de Grenoble.

PETIT Jean-Robert, VOSTOK, *Le dernier secret de l'Antarctique*, 237 p., 2012, Paulsen.

PRIEUR Daniel, *Physiology and biotechnological potential of deep-sea bacteria*, in «Molecular biology and biotechnology of extremophiles», pp. 163-197, R.A. Herbert & R.J. Sharp, Eds. Blackie, 1992.

PRIEUR Daniel, BARTLETT Douglas, KATO Chiaki, OGER Philippe, JEBBAR Mohamed, PIEZOPHILIC Prokaryotes, in «*Comparative High pressure Biology*», édité par Sebert Philippe, pp. 285-322, 2010, Science Publishers.

PRIEUR Daniel, GESLIN Claire, PAYAN Christopher, *Mini Manuel de Microbiologie*, 210 p., 2011, Dunod.

PRIEUR Daniel, MARTEINSSON VIGGO Thor, *Prokaryotes living under elevated hydrostatic pressure. Advances in biochemical engineering/biotechnology*, 61, pp. 21-35., 1998, Springer-Verlag.

ROCARD Francis, *Planète Mars*, 128 p., 2001, Flammarion.

ROUSSEL Erwan, CAMBON-BONAVITA Marie-Anne, QUERELLOU Joël, CRAGG Barry, WEBSTER Gordon, PRIEUR Daniel et PARKES, R. John. *Extending the sub-sea-floor biosphère*. Science, 320, p. 1046, 2008.

Quelques sites Web riches d'informations

www.esa.int

www.nasa.gov

www.cnes.fr

www.jpl.nasa.gov

www.ifremer.fr/

www.exobiologie.fr

www.iodp.org

Table des matières

	Remerciements	5
	Introduction.....	7
1	Vivre sans oxygène	9
	Quelques rappels et notions préliminaires.....	9
	Sans lumière et sans oxygène	17
	La lumière, source d'énergie	22
	L'oxygène accepteur d'électrons: les respirations aérobies	23
2	Résister à l'agresseur	27
	Réparer les dommages	28
	Combattre l'agresseur	30
	Attendre la fin de l'agression	35
3	Acidulé, sodé ou salé?	39
	Petit rappel sur la notion de pH.....	40
	Les acidophiles ou la vie aux faibles pH	40
	Les Alcaliphiles ou la vie aux pH élevés	44
	Un petit peu de sel?	48
4	Certains l'aiment froid	53
	Où fait-il froid?	55
	Mécanismes adaptatifs.....	62

5	D'autres, chaud, très chaud.....	67
	Effets de la température.....	67
	Diversité des thermophiles	73
	Mécanismes adaptatifs.....	81
6	En permanence sous pression.....	91
	Définitions de la pression.....	91
	Environnements sous pressions	92
	Les piézopsychrophiles	93
	Mécanismes adaptatifs chez les piézopsychrophiles	97
	Les piézothermophiles	100
7	Il était une fois, il y a presque 4,57 milliards d'années... ..	109
	Le Système solaire	109
	Premiers moments de la Terre	110
	La matière organique	114
	Une nouvelle ère commence	119
	Un grand bol d'air (pardon, d'oxygène) !	126
	Bonne et heureuse année ?	127
8	Et la Vie dans tout cela, quand, comment, où est-elle apparue ?	129
	Les attributs de la Vie.....	130
	Quand, comment, où ?	131
	Construire le vivant.....	132
	Où cela s'est-il passé ?	136
	L'évolution à rebours.....	138
	Vers le présent : les descendants de LUCA.....	141
9	Il existe d'innombrables soleils autour desquelles tournent des planètes.....	45
	Le Système solaire	145
	Au-delà du Système solaire, les exoplanètes.....	156
10	Chercher la Vie mais aussi protéger les planètes, dont la nôtre	159
	Chercher la Vie sur Terre	159
	Explorer l'Univers	162
	Glossaire	175
	Bibliographie	187

La surface terrestre montre une immense variété de faciès, et de nombreux environnements dépourvus de plantes et d'animaux. En effet, la température peut y être très basse ou très élevée, l'acidité ou l'alcalinité maximales, l'eau saturée en sels. Et que dire des profondeurs des continents, des océans et des roches qu'ils recouvrent, où la lumière et l'oxygène disparaissent, tandis que la pression atteint des valeurs énormes.

Tous ces environnements ne sont pourtant pas inhabités ! Ces vingt dernières années, les biologistes y ont découvert des micro-organismes, qualifiés d'extrémophiles, et dont on ne connaît pas encore toutes les limites physiologiques ou géographiques.

L'étude de ces extrémophiles actuels peut-elle nous aider à comprendre l'émergence de la Vie sur la Terre primitive ? D'autres planètes, dans le Système Solaire, ou au-delà, n'offrent-elles pas des conditions environnementales proches de celles qui ont permis (dans le passé ou de nos jours) une Vie extrémophile ?



Les découvertes récentes sur Terre des extrémophiles – des organismes qui peuvent survivre dans des conditions extrêmes de froid ou de chaleur, d'acidité ou d'alcalinité, de sécheresse prolongée, d'absence de lumière, voire de fortes radiations – montrent que les formes de vie sont remarquablement résistantes. »

BOND

L'exploration du système solaire

Daniel Prieur Microbiologiste. Professeur des Universités Honoraire, a enseigné la microbiologie à l'UFR des Sciences et Techniques et à l'Institut Européen de la Mer (IUEM) à l'Université de Bretagne Occidentale (UBO), Brest, France. Ancien co-fondateur et Directeur du laboratoire de Microbiologie des Environnements Extrêmes (UMR 6197, CNRS, Ifremer, Université de Brest).

ISBN : 978-2-8041-8824-5



BACEXT



de boeck

www.deboeck.com