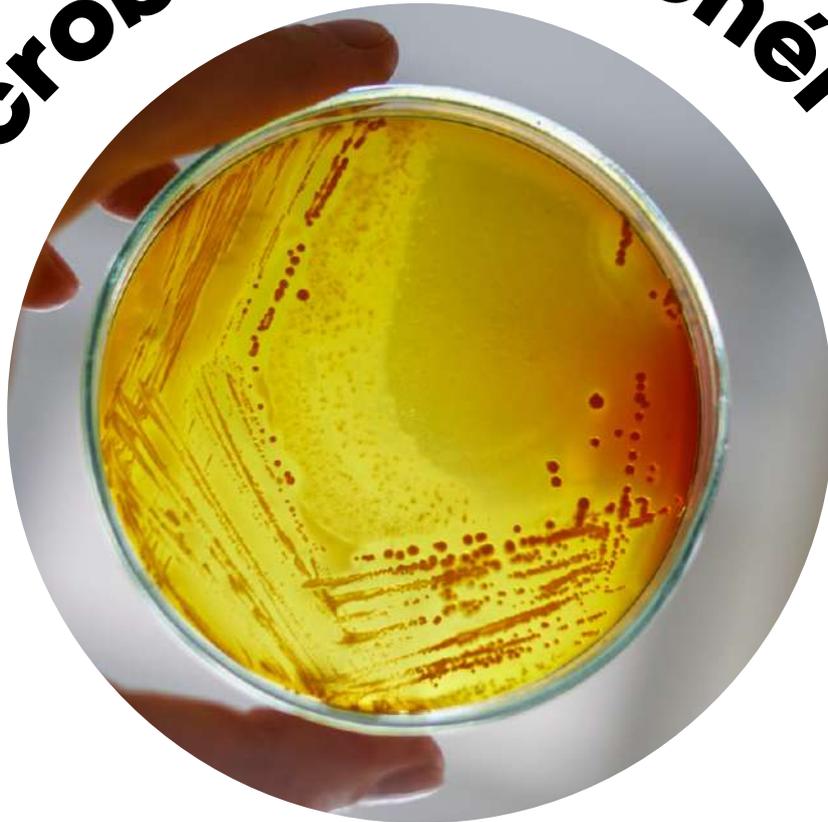


Microbiologie Générale



SCIENCES DE LA
VIE



Shop



- Cahiers de Biologie + Lexique
- Accessoires de Biologie



Etudier



Visiter [Biologie Maroc](#) pour étudier et passer des QUIZ et QCM en ligne et Télécharger TD, TP et Examens résolus.



Emploi



- CV • Lettres de motivation • Demandes...
- Offres d'emploi
- Offres de stage & PFE

Vue d'ensemble de la vie microbienne



I	Structure cellulaire et évolution	22
2.1	Les structures cellulaires et virales	22
2.2	L'organisation de l'ADN dans les cellules microbiennes	24
2.3	L'arbre universel du vivant	26
II	Diversité microbienne	28
2.4	La diversité de la physiologie des micro-organismes	28
2.5	La diversité des procaryotes	30
2.6	Les micro-organismes eucaryotes	35

La diversité microbienne est extrêmement vaste et les micro-organismes ont exploité toutes les stratégies permettant la vie, dans le cadre des lois de la physique et de la chimie.

GLOSSAIRE

Archaea (Archaea) L'un des trois domaines du vivant. Procaryotes phylogénétiquement distincts des *Bacteria*.

Bacteria (Bacteria) L'un des trois domaines du vivant. Procaryotes phylogénétiquement distincts des *Archaea*.

Chimiolithotrophe (chemolithotroph) Organisme tirant son énergie de l'oxydation de substrats inorganiques.

chimio-organotrophe (chemoorganotroph) Organisme tirant son énergie de l'oxydation de substrats organiques.

Chromosome (chromosome) Élément génétique comportant les gènes essentiels au fonctionnement cellulaire.

Cytoplasme (cytoplasm) Contenu d'une cellule vivante, entouré par la membrane plasmique à l'exception du noyau, s'il est présent.

Domaine (domain) Rang le plus élevé dans la classification biologique (il existe trois domaines).

Endosymbiose (endosymbiosis) Processus ayant permis l'apparition des mitochondries et des chloroplastes dans les cellules eucaryotes à la suite de la colonisation de celles-ci par des procaryotes du domaine des *Bacteria*.

Eucaryote (Eukaryote) Cellule dont le noyau est séparé du cytoplasme par une membrane et qui possède généralement des organelles.

Eukarya (Eukarya) L'un des trois domaines du vivant incluant toutes les cellules eucaryotes.

Évolution (evolution) Processus ayant, au cours du temps, conduit à l'apparition de nouvelles espèces ou de variétés à l'intérieur d'espèces.

Extrémophile (extremophile) Organisme dont la croissance optimale se réalise à des valeurs extrêmes pour certains para-

mètres physiques ou chimiques tels que la température ou le pH.

Génome (genome) Ensemble des gènes contenus dans une cellule ou un virus.

Morphologie (morphology) Forme de la bactérie : bacille, sphérique (coque), spirille et autres.

Noyau (nucleus) Structure entourée d'une membrane et contenant les chromosomes chez une cellule eucaryote.

Nucléotide (nucleoid) ADN compacté constituant le chromosome d'une cellule de *Bacteria* ou d'*Archaea*.

Organelle (organelle) Structure membranaire fermée comme les mitochondries ou les chloroplastes présents dans le cytoplasme des cellules eucaryotes.

Phototrophe (phototroph) Organisme utilisant la lumière comme source d'énergie.

Phylogénie (phylogeny) Étude des relations d'évolution entre les organismes.

Plasmide (plasmid) Élément génétique extrachromosomique qui n'est pas essentiel à la croissance.

Procaryote (prokaryote) Cellule dépourvue de structures internes délimitées par une membrane comme le noyau ou d'autres organelles.

Protéobactérie (Proteobacteria) Phylum bactérien très étendu incluant les bactéries Gram négatif les plus courantes, dont *Escherichia coli*.

Ribosome (ribosome) Particule cytoplasmique composée d'ARN ribosomique et de protéines, dont la fonction est de synthétiser des protéines.

I STRUCTURE CELLULAIRE ET ÉVOLUTION

Ce chapitre concerne la structure, la fonction et la diversité des cellules microbiennes. Les structures internes de ces cellules, distinctes de celles des virus, l'arbre universel du vivant et les principaux groupes de micro-organismes interagissant avec l'homme et la planète seront étudiés successivement.

Les techniques de microscopie optique et électronique ont permis d'acquérir les principales connaissances de la structure cellulaire, qu'illustrent les photographies au cours de ce chapitre. La structure cellulaire et ces techniques de microscopie seront approfondies dans le chapitre 4.

2.1 Les structures cellulaires et virales

Toutes les cellules ont de nombreux points communs et présentent de nombreux éléments ou fonctions identiques. Elles possèdent toutes une barrière, appelée **membrane cytoplasmique** (voir figure 2.1), séparant le milieu intracellulaire du milieu extracellulaire. C'est à travers la membrane cytoplasmique que les nutriments et autres composés nécessaires à son fonctionnement pénètrent la cellule, et que les déchets et les autres produits cellulaires vont en sortir. À l'intérieur de la cellule se trouve le **cytoplasme**, un mélange complexe de substances et de structures cellulaires, délimité par la membrane cytoplasmique. Ces différents éléments intracellulaires,

contenus ou dissous dans l'eau, sont responsables du fonctionnement de la cellule.

Les principaux composés dissous dans le cytoplasme comprennent des **macromolécules** (avec en particulier deux classes très importantes : les *protéines* et les *acides nucléiques*), de petites molécules organiques (principalement les précurseurs des macromolécules) et divers ions inorganiques. Les **ribosomes** – responsables de la synthèse protéique – sont des particules en suspension dans le cytoplasme, composées d'acides ribonucléiques (ARN) et de diverses protéines. Au cours d'un processus clé, la *synthèse protéique*, les ribosomes interagissent avec des protéines cytoplasmiques, des ARN messagers et des ARN de transfert (voir figure 1.4).

La **paroi cellulaire**, localisée à l'extérieur de la membrane cytoplasmique, est relativement perméable et permet de maintenir la structure de la cellule. Cette paroi est d'ailleurs plus rigide que la membrane cytoplasmique. Les cellules végétales et la majorité des micro-organismes ont des parois cellulaires, contrairement à la plupart des cellules animales. Ces dernières possèdent, à la place, dans leur cytoplasme, une structure appelée *cytosquelette*.

Les cellules eucaryotes

L'étude des structures internes des cellules révèle deux types de structures : **procaryote** et **eucaryote** (voir figure 2.1). Les cellules eucaryotes sont généralement de taille plus importante et de structure plus complexe que les procaryotes. Les

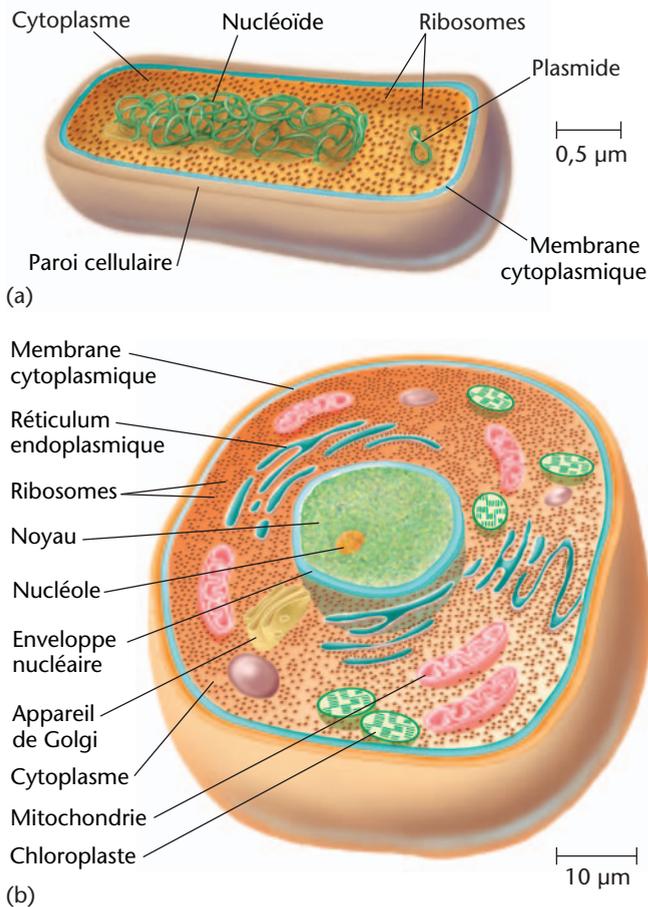


FIGURE 2.1 Structure interne des cellules microbiennes. (a) Schéma d'une cellule procaryote. (b) Schéma d'une cellule eucaryote. Remarquez les différences d'échelle et de structure interne.

micro-organismes eucaryotes comprennent les **algues**, les **champignons** et les **protozoaires** (voir figures 2.23 et 2.24). Tous les végétaux et animaux multicellulaires sont composés de cellules eucaryotes (voir chapitre 14 pour une présentation plus détaillée de ces cellules).

Une des principales particularités des cellules eucaryotes (absentes des cellules procaryotes) est la présence de structures membranaires appelées **organelles** qui comprennent avant tout le **noyau**, mais aussi les **mitochondries** et les **chloroplastes** (ces derniers n'étant présents que dans les cellules photosynthétiques) (voir figures 2.1b et 2.2c). Le noyau possède l'information génétique de la cellule (ADN, « le génome ») et se trouve être le siège de la transcription dans les cellules eucaryotes. Les mitochondries et les chloroplastes interviennent de façon spécifique dans la production d'énergie, les premières par la respiration, les secondes par la photosynthèse.

Les cellules procaryotes

À la différence des cellules eucaryotes, les cellules procaryotes ont une structure interne plus simple dépourvue d'organelles (voir figures 2.1a et 2.2a, b). Les procaryotes sont composés des **Bacteria** et des **Archaea**. Bien que les différentes espèces d'*Archaea* et de *Bacteria* partagent la même structure cellulaire, l'histoire de leur évolution diffère considérablement. Dans cet ouvrage, le terme *bactérie(s)* écrit avec un *b* minuscule est synonyme du terme procaryote. À l'opposé, le terme *Bacteria* (écrit avec un *B* majuscule et en italique) fait référence au groupe phylogénétique des procaryotes, distinct de celui des *Archaea* (voir section 2.3).

En général, les cellules microbiennes sont très petites, notamment les cellules procaryotes. Par exemple, un procaryote en forme de bâtonnet a une longueur caractéristique d'environ 1 à 5 µm et une largeur d'environ 1 µm (1 µm correspond à 10⁻⁶ mètres), dimensions qui le rendent invisible à l'œil nu. Pour donner une idée de la taille d'une bactérie, on

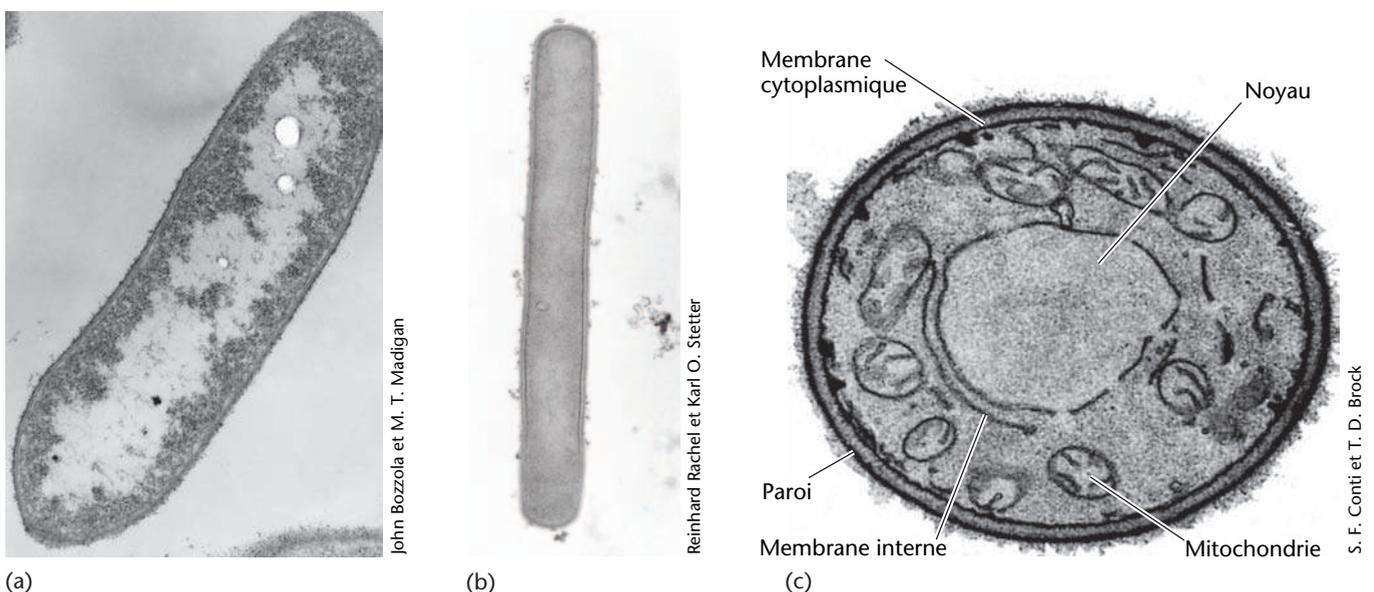


FIGURE 2.2 Observation en microscopie électronique de coupes de cellules appartenant à chacun des trois domaines du vivant. (a) *Heliobacterium modesticaldum* (*Bacteria*) ; dimensions de la cellule : 1 × 3 µm. (b) *Methanopyrus kandleri* (*Archaea*) ; dimensions de la cellule : 0,5 × 4 µm. (Reinhard Rachel et Karl O. Stetter, 1981. *Archives of Microbiology*, 128:288–293. © Springer-Verlag GmbH & Co. KG). (c) *Saccharomyces cerevisiae* (*Eukarya*) ; diamètre de la cellule : 8 µm.

pourrait placer bout à bout 500 bactéries d'une longueur de $1\ \mu\text{m}$ chacune dans le point final de cette phrase. Les cellules eucaryotes se caractérisent par une taille plus importante que les cellules procaryotes, mais elles peuvent varier considérablement en diamètre, de trois à plusieurs centaines de μm (voir chapitre 4).

Les virus

Les **virus** ne sont pas des cellules, mais constituent une classe majeure de micro-organismes (voir figure 2.3). Ils sont dépourvus de nombreuses caractéristiques propres aux cellules, et en particulier ne sont pas des systèmes dynamiques, à l'opposé des cellules qui peuvent absorber des nutriments et rejeter des déchets. Au contraire, les particules virales sont des structures stables et statiques incapables de modifier ou de remplacer leurs constituants. C'est seulement au cours de l'infection d'une cellule que le virus acquiert la propriété clé d'un être vivant – la reproduction. À la différence des cellules, les virus n'ont pas de capacités métaboliques intrinsèques. Bien qu'ils possèdent leur propre génome, ils n'ont pas de ribosomes et, de ce fait, ils dépendent totalement du mécanisme cellulaire de synthèse protéique de leur hôte.

Les virus infectent tous les types cellulaires, y compris les cellules microbiennes. De nombreux virus provoquent des maladies chez les organismes qu'ils infectent. L'infection virale peut provoquer d'importantes modifications cellulaires, dont l'altération du matériel génétique, allant même jusqu'à augmenter les capacités cellulaires. Les virus sont beaucoup plus petits que les cellules procaryotes (voir figure 2.3), le plus petit étant d'un diamètre de $10\ \text{nm}$ ($0,010\ \mu\text{m}$).

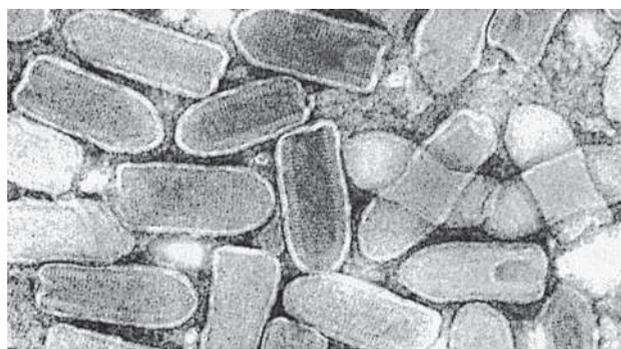
Contrôlez vos acquis

Toutes les cellules microbiennes ont des structures communes, telles que la membrane cytoplasmique, les ribosomes et (généralement) la paroi cellulaire. Deux types de structures cellulaires sont reconnus : les *procaryotes* et les *eucaryotes*. Les virus ne sont pas des cellules, mais dépendent des cellules pour leur réplication.

- En observant l'intérieur d'une cellule, comment pourriez-vous définir s'il s'agit d'une cellule eucaryote ou procaryote ?
- Quelle fonction importante les *ribosomes* remplissent-ils dans une cellule ?
- Quelle est la longueur caractéristique d'une bactérie en forme de bâtonnet ? Comparez votre propre taille à celle d'une seule cellule ?

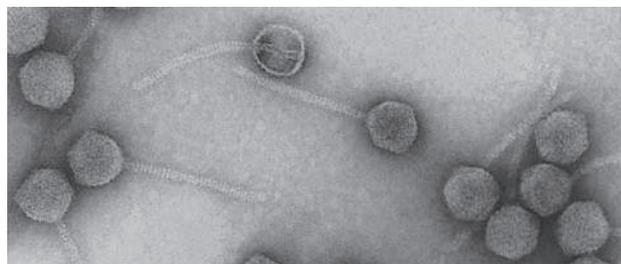
2.2 L'organisation de l'ADN dans les cellules microbiennes

Les différents processus permettant à une cellule de vivre sont régis par l'ensemble de ses gènes (le **génome**). Le gène d'une cellule peut être défini comme un segment d'ADN codant une protéine (*via* un ARN messager) ou d'autres molécules telles que l'ARN ribosomique ou l'ARN de transfert. Au chapitre 15, nous aborderons les progrès réalisés par les techniques de



(a)

Erskine Caldwell



(b)

D. Kaiser

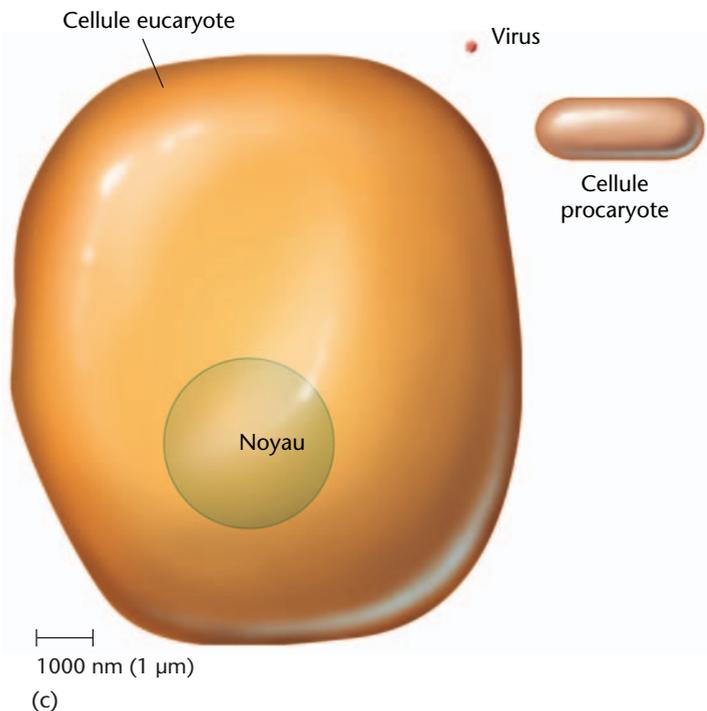


FIGURE 2.3 Structure des virus et taille comparées des virus et des cellules. (a) Particules de rhabdovirus (virus d'eucaryotes). Le diamètre d'une particule virale est d'environ $65\ \text{nm}$ ($0,065\ \mu\text{m}$). (b) Virus de bactérie (bactériophage) lambda. Le diamètre de la tête de chaque particule virale est de $65\ \text{nm}$. (c) Taille des virus présentés en (a) et (b) en comparaison d'une cellule bactérienne et d'une cellule eucaryote.

séquençage et d'analyse des génomes. Ces avancées ont permis de réaliser des cartes génétiques de centaines d'organismes et d'établir des comparaisons significatives et novatrices. Seule l'organisation des génomes dans les cellules procaryotes et eucaryotes sera abordée dans le présent chapitre.

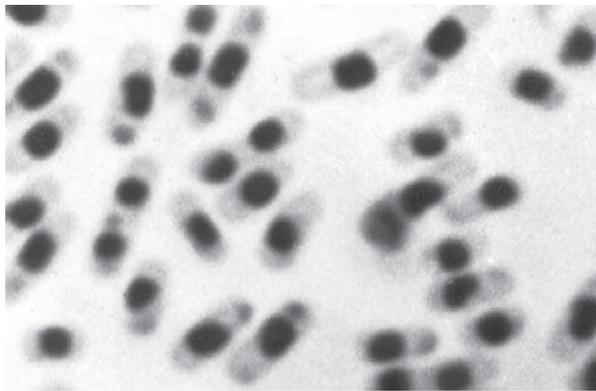
Le noyau ou nucléoïde

L'organisation des génomes des cellules procaryotes et eucaryotes est différente. Dans une cellule procaryote, l'ADN se trouve sous la forme d'une grande molécule double brin appelée *chromosome bactérien*. Le chromosome est compacté sous une forme visible appelée **nucléoïde** (voir figure 2.4). Dans le chapitre 7, nous verrons que l'ADN est *circulaire* dans la plupart des procaryotes. La majorité d'entre eux n'a qu'un *unique* chromosome. Et, par conséquent, les procaryotes n'ont qu'une *copie unique* de chaque gène et sont donc *haploïdes*. Plusieurs possèdent aussi de petites quantités

d'ADN circulaire extra-chromosomique, appelées **plasmides**. Ces plasmides possèdent généralement des gènes conférant à la cellule procaryote des propriétés spécifiques (telles que des propriétés métaboliques). À la différence, les gènes essentiels à la survie (gènes « de ménage ») sont localisés sur le chromosome.

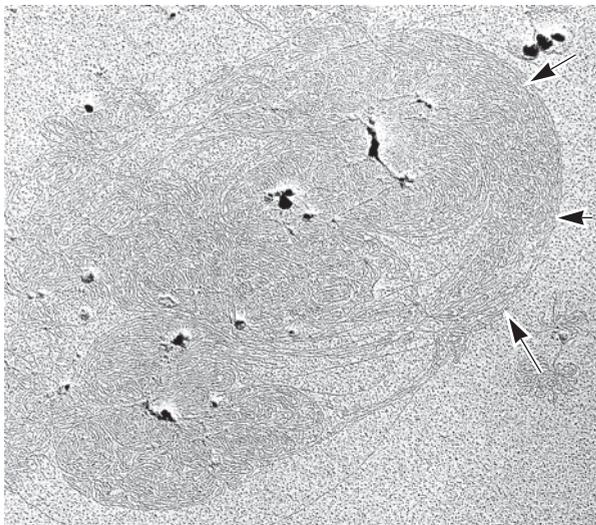
L'ADN eucaryote est présent dans le noyau sous forme de molécules linéaires compactées et organisées en **chromosomes**. Le nombre de chromosomes varie selon les organismes. Par exemple, la levure de boulanger, *Saccharomyces cerevisiae*, possède 16 chromosomes organisés en 8 paires, alors que les cellules humaines en contiennent 46 (23 paires). Néanmoins, les chromosomes eucaryotes ne sont pas seulement composés d'ADN, ils possèdent aussi des protéines permettant l'enroulement et la compaction de l'ADN, ainsi que d'autres protéines nécessaires à l'expression génétique. Il existe une différence génétique majeure entre les procaryotes et les eucaryotes : ces derniers ont généralement *deux copies* de chaque gène et sont donc *diploïdes*. Au cours de la division des cellules eucaryotes, le noyau se divise (après le doublement du nombre de chromosomes) lors d'un processus appelé **mitose** (voir figure 2.5). Il en résulte deux cellules filles identiques, possédant chacune un noyau avec une copie du génome.

Le génome diploïde des cellules eucaryotes, dédoublé au cours du processus de **méiose**, forme des gamètes haploïdes pour la reproduction sexuée. La fusion de deux gamètes au cours de la formation du zygote rétablit l'état diploïde de la cellule (voir chapitre 14, pour l'approfondissement de ces processus).



E. Kellenberger

(a)



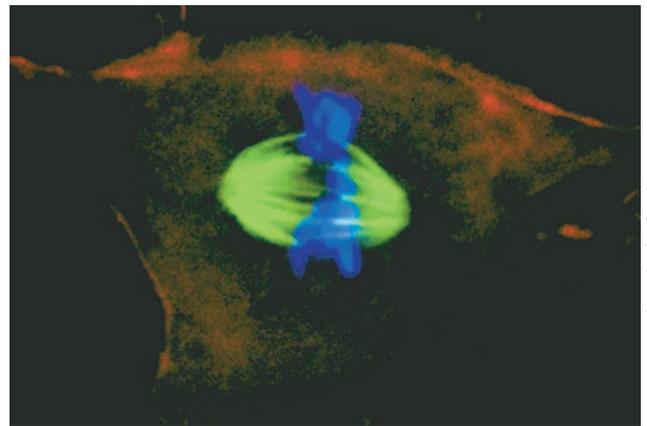
B. Arnold-Schulz-Gahmen

(b)

FIGURE 2.4 Le nucléoïde. (a) Observation au microscope optique de cellules d'*Escherichia coli* traitées de manière à rendre le nucléoïde visible. La longueur d'une cellule est d'environ 3 μm . (b) Observation au microscope électronique d'un nucléoïde isolé d'une cellule d'*E. coli*. La cellule a été délicatement lysée pour permettre au nucléoïde fortement compacté d'apparaître intact. Les flèches montrent les bords des brins d'ADN.

Les gènes, les génomes et les protéines

Combien de gènes et de protéines une cellule contient-elle ? Le génome d'*Escherichia coli*, bactérie très commune, se présente sous la forme d'un chromosome circulaire de 4,68 millions de



Le Ma, Harvard Medical School

FIGURE 2.5 Image au microscope de la mitose d'une cellule de rat-kangourou marquée par fluorescence. La cellule a été photographiée au cours de la *métaphase* de la division mitotique. La couleur verte distingue la *tubuline*, une protéine impliquée dans la séparation des chromosomes (voir section 14.5). Les chromosomes sont colorés en bleu par un intercalant fluorescent de l'ADN. Bien qu'essentielle dans le cycle cellulaire eucaryote, la mitose ne se produit pas chez les cellules procaryotes.

paires de bases d'ADN. Grâce au séquençage complet du génome d'*E. coli*, nous savons qu'il contient environ 4 300 gènes. Certains génomes bactériens possèdent jusqu'à trois fois ce nombre de gènes, alors que d'autres peuvent n'en posséder que moins d'un huitième. Les cellules eucaryotes possèdent, en général, un génome de taille plus importante que les cellules procaryotes. Par exemple, une cellule humaine possède 1 000 fois plus d'ADN qu'une cellule d'*E. coli* et 7 fois plus de gènes (nous verrons par la suite que l'ADN des cellules eucaryotes est majoritairement composé d'ADN non codant).

Une seule cellule d'*E. coli* contient environ 1 900 *classes différentes* de protéines pour un nombre *total* d'environ 2,4 millions de protéines (voir tableau 3.2). La quantité de chaque protéine chez *E. coli* peut considérablement varier, certaines n'étant présentes qu'à quelques copies. *E. coli* possède ainsi des mécanismes *contrôlant l'expression* de ses gènes afin qu'ils s'expriment (transcription et traduction, voir figure 1.4) en des proportions et à des temps différents. Ce phénomène est observé couramment chez toutes les cellules eucaryotes et procaryotes et sera détaillé lors de l'étude des principaux mécanismes de l'expression génétique, au chapitre 8.

Contrôlez vos acquis

Les gènes régissent les propriétés de la cellule et l'ensemble de ces gènes est appelé génome. L'ADN est organisé dans les cellules sous forme de chromosome. En général, les procaryotes ne possèdent qu'un chromosome circulaire unique, alors que les eucaryotes possèdent plusieurs chromosomes linéaires.

- Quelles sont les différences entre le *noyau* et le *nucléotide* ?
- En quoi les *plasmides* diffèrent-ils des *chromosomes* ?
- Pourquoi est-il cohérent que les cellules humaines aient plus de gènes que les cellules bactériennes ?

2.3 L'arbre universel du vivant

L'**évolution** est le processus ayant mené à l'apparition et à la transformation de nouvelles espèces. La structure cellulaire en est-elle un facteur déterminant ? La réponse est mitigée. L'étude de la formation et de l'évolution des organismes vivants se nomme la **phylogénie**. D'un côté, toutes les cellules procaryotes et eucaryotes connues sont phylogénétiquement distinctes ; de l'autre, toutes les cellules procaryotes n'ont pas entre elles de relations évolutives proches ; *Bacteria* et *Archaea* sont phylogénétiquement distinctes.

La comparaison de la séquence de certaines macromolécules permet d'établir des liens de parenté phylogénétique. Pour des raisons qui seront abordées au chapitre 11, les macromolécules constituant le ribosome, en particulier les *ARN ribosomiques*, sont d'excellents marqueurs phylogénétiques. Or, toutes les cellules contiennent des ribosomes,

c'est pourquoi les ARN ribosomiques ont été utilisés pour construire l'arbre phylogénétique universel de tous les organismes vivants (voir figure 2.7). Carl Woese, microbiologiste américain, a été le premier à faire usage de l'ARN ribosomique en phylogénie.

La figure 2.6 décrit les étapes de la construction d'un arbre phylogénétique à partir d'ARN. En résumé, l'alignement des séquences codantes pour l'ARN ribosomique, obtenues par le séquençage d'un ou plusieurs organismes, est analysé avec un outil informatique. Plus la différence des séquences de l'ARN ribosomique entre deux ou plusieurs organismes est importante, plus leur distance évolutive est grande. Ces distances sont ensuite transcrites sous la forme d'un arbre phylogénétique (voir figure 2.6).

Les trois domaines de la vie

La comparaison des ARN ribosomiques a permis de mettre en évidence trois **domaines** phylogénétiquement distincts qui sont les *Bacteria*, les *Archaea* et les *Eukarya* (eucaryotes) (voir figure 2.7). Les deux premières lignées sont constituées uniquement de cellules procaryotes, tandis que la troisième contient exclusivement des eucaryotes. Les trois domaines pourraient avoir divergé d'un ancêtre commun ou d'une communauté d'organismes au début de l'apparition de la vie sur la Terre (voir section 11.7).

Outre le fait de montrer que tous les procaryotes *ne sont pas* étroitement apparentés, l'arbre universel du vivant établit un autre fait important de l'évolution : les *Archaea* sont phylogénétiquement plus proches des *Eukarya* que des *Bacteria* (voir figure 2.7). Ainsi l'arbre universel du vivant aurait divergé de l'ancêtre commun dans deux directions : une à l'origine des *Bacteria* et une deuxième, probablement, à l'origine des *Archaea* et des *Eukarya*.

Eukarya

Étant donné que les cellules animales et végétales sont eucaryotes, il en résulte que les micro-organismes eucaryotes sont les ancêtres des organismes pluricellulaires. L'étude de l'arbre universel du vivant le confirme : les micro-organismes eucaryotes divergent de la branche commune des eucaryotes avant les plantes et les animaux de la couronne des pluricellulaires (voir figure 2.7). Néanmoins, des résultats de séquençages ainsi que d'autres indices ont permis d'établir que les cellules eucaryotes possèdent des gènes issus de cellules des deux autres domaines. En plus du génome contenu dans le noyau des cellules eucaryotes, les mitochondries et les chloroplastes des eucaryotes possèdent leur propre génome (ADN circulaire comme chez les *Bacteria*) et leurs ribosomes. Ainsi, l'analyse de l'ARN ribosomique (voir figure 2.6) de ces organelles a montré qu'elles divergeaient d'ancêtres appartenant au domaine des *Bacteria* (voir figure 2.7). Les mitochondries et les chloroplastes étaient donc, par le passé, des cellules libres qui, pour des raisons de protection ou d'autres raisons, se sont établies de manière stable dans des cellules d'*Eukarya*. Ce processus de stabilisation est appelé *endosymbiose* et sera abordé au cours des prochains chapitres (voir sections 11.3 et 14.4).

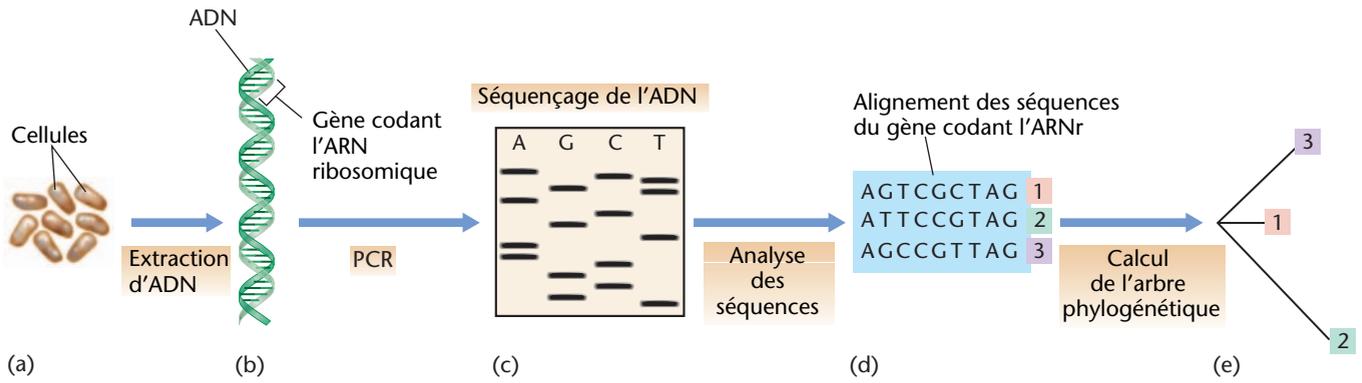


FIGURE 2.6 Séquençage et phylogénie du gène de l'ARN ribosomique (ARNr). (a) L'ADN est extrait de cellules issues d'une culture pure ou d'échantillons environnementaux. (b) Le gène codant l'ARNr est spécifiquement amplifié par la technique d'amplification en chaîne par polymérisation (PCR) ; voir section 7.9. (c) Le gène est séquencé (voir section 10.13). (d) Les séquences obtenues sont alignées par un logiciel informatique. Un algorithme permettant d'identifier les différences effectue une comparaison par paire des séquences d'ARNr des micro-organismes étudiés, afin de calculer un arbre phylogénétique (e). L'exemple représenté illustre les différences suivantes : trois différences entre l'organisme 1 et 2 ; deux différences entre le 1 et le 3 ; quatre différences entre le 2 et le 3. Les organismes 1 et 3 ont un degré de similitude supérieur à celui existant entre les séquences des organismes 2 et 3, et 1 et 2. Si l'étude porte sur un échantillon environnemental, les séquences d'ARNr amplifiées doivent être préalablement isolées par clonage avant le séquençage. Pour plus de détails sur ces méthodes, voir les sections 11.5 et 18.5.

Les contributions du séquençage à la microbiologie

La phylogénie moléculaire a permis de révéler les relations évolutives entre toutes les cellules. Les différents développements technologiques ont contribué à formaliser le cadre d'étude des différentes disciplines de la microbiologie, en particulier la classification et l'écologie microbiennes, de même que le diagnostic clinique. Ainsi, la phylogénie moléculaire a aidé à affiner la notion d'espèce bactérienne, rendant possible l'identification d'organismes sans avoir à les cultiver (voir chapitres 11, 18 et 24).

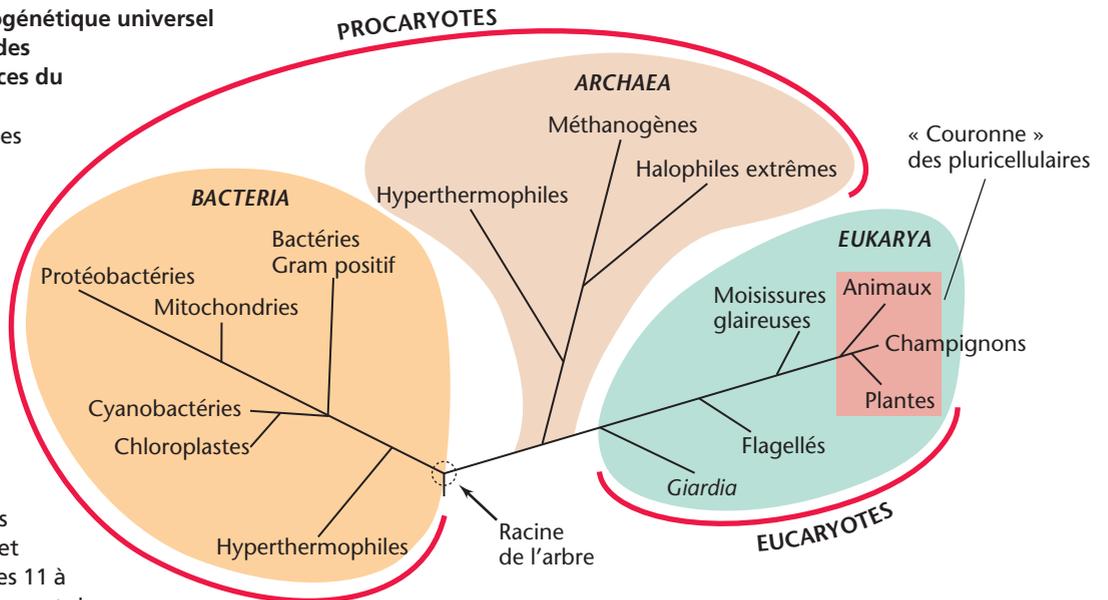
Contrôlez vos acquis

Le séquençage et l'analyse comparative des ARN ribosomiques ont permis de définir les trois domaines de la vie : *Bacteria*, *Archaea* et *Eukarya*. Le séquençage moléculaire a aussi montré que les principales organelles des *Eukarya* proviennent des *Bacteria* et a fourni de nouveaux outils à l'écologie microbienne et à la microbiologie clinique.

- Comment différencier les *Bacteria* des *Archaea* ? En quoi sont-elles similaires ?
- Quels sont les indices moléculaires soutenant la théorie de l'endosymbiose ?

FIGURE 2.7 L'arbre phylogénétique universel du vivant défini à partir des comparaisons de séquences du gène d'ARNr. L'arbre se compose de trois domaines d'organismes : les *Bacteria* et les *Archaea*, qui sont des cellules procaryotes, et les *Eukarya* (eucaryotes).

Seuls quelques groupes d'organismes de chaque domaine sont représentés. Des arbres phylogénétiques plus détaillés de chaque domaine sont représentés dans les figures 2.9, 2.18 et 2.22, ainsi qu'aux chapitres 11 à 14. Les hyperthermophiles sont des procaryotes dont la température optimale de croissance est de 80 °C ou plus. Les groupes colorés en rouge sont des macro-organismes. Tous les autres organismes de l'arbre phylogénétique du vivant sont des micro-organismes.



II DIVERSITÉ MICROBIENNE

L'évolution a façonné toute la vie sur la Terre. La diversité microbienne actuelle est la résultante de l'évolution sur presque quatre milliards d'années. Cette diversité peut être étudiée sous des angles multiples : variations de la taille des cellules, de la **morphologie** (forme de la cellule), des stratégies métaboliques (physiologie), de la mobilité, des mécanismes de division cellulaire, de pathogénicité, de la biologie du développement, de l'adaptation aux environnements extrêmes et de bien d'autres aspects de la biologie cellulaire. De fait, la diversité microbienne est immense. Chaque année, de nouvelles découvertes démontrent les stratégies ingénieuses des micro-organismes.

Nous donnons dans les sections suivantes un aperçu de la diversité *microbienne* (pour plus de détails, voir chapitres 12 à 15), précédé par une introduction à la diversité *métabolique* (voir aussi chapitres 5, 6 et 19), les deux domaines étant étroitement liés. Les micro-organismes ont exploité toutes les possibilités concevables pour « faire de la matière vivante » en accord avec les lois de la physique et de la chimie. Cette importante capacité métabolique a rendu possible la colonisation de nombreux habitats par les micro-organismes, stimulant ainsi leur évolution et leur diversification.

2.4 La diversité de la physiologie des micro-organismes

Toutes les cellules ont besoin de produire de l'énergie et de la conserver. Toutes requièrent aussi des mécanismes génétiques autorisant la réplication et permettant l'adaptation à leurs différents environnements. Les sources d'énergie sont d'une importance primordiale pour les cellules, car les processus vitaux consomment beaucoup d'énergie. Trois stratégies s'offrent pour puiser l'énergie de la nature : à partir des composés *organiques*, des composés *inorganiques* ou de la *lumière* (voir figure 2.8).

Les chimio-organotrophes

Des milliers de composés organiques existant sur la Terre peuvent être utilisés par un micro-organisme ou un autre. Tous les composés organiques naturels et la plupart des composés organiques synthétiques peuvent être métabolisés par un ou plusieurs micro-organismes. L'énergie est obtenue par *oxydation* d'un de ces composés (perte de ses électrons) et accumulée dans la cellule sous la forme d'un composé riche en énergie, l'**adénosine triphosphate (ATP)** (voir figure 2.8). Certains micro-organismes peuvent extraire l'énergie d'un composé seulement en présence d'oxygène ; ces organismes sont qualifiés d'**aérobies**. Au contraire, d'autres micro-organismes ne peuvent extraire leur énergie qu'en absence d'oxygène (**anaérobie**). Néanmoins, certains d'entre eux sont indifférents à la présence ou l'absence d'oxygène. Les organismes puisant leur énergie à partir de composés *organiques* sont appelés **chimio-organotrophes** (voir figure 2.8) et représentent la majeure partie des micro-organismes cultivés.

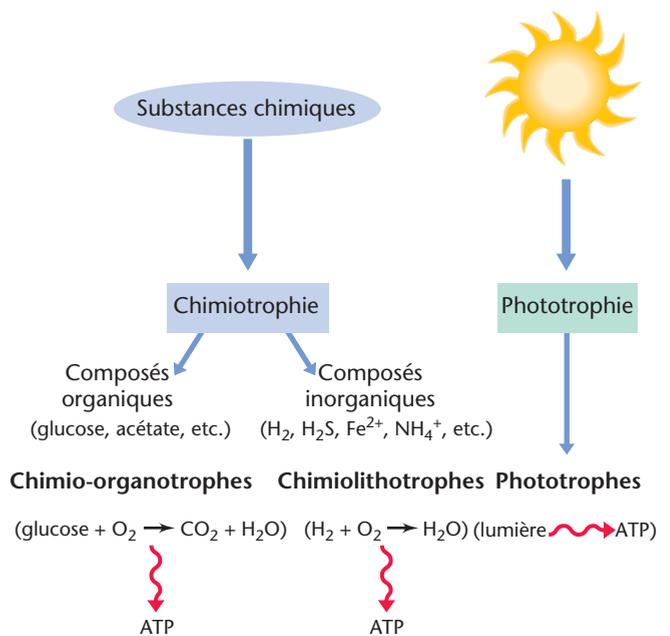


FIGURE 2.8 Différentes options métaboliques pour l'obtention d'énergie. Les substances chimiques indiquées dans la figure ne constituent qu'une petite partie des composés utilisés par les organismes chimiotrophes. Ces derniers produisent de l'ATP par oxydation des composés organiques ou inorganiques, tandis que les phototrophes convertissent l'énergie solaire en énergie chimique, également sous forme d'ATP.

Les chimiolithotrophes

De nombreux procaryotes peuvent utiliser l'énergie disponible dans les composés *inorganiques*. Il s'agit là d'une forme de métabolisme appelée *chimiolithotrophie* (découverte par Winogradsky – voir section 1.7), qui est employée par des **chimiolithotrophes** (voir figure 2.8). Cette forme de métabolisme producteur d'énergie n'est présente que chez les procaryotes et est prévalente chez les *Archaea* et les *Bacteria*. L'éventail des composés inorganiques utilisés est très large, mais, en règle générale, un procaryote spécifique se spécialise dans l'utilisation d'un groupe de composés inorganiques ou de sa famille.

La raison pour laquelle la capacité d'extraire de l'énergie de composés inorganiques s'impose comme une évidence est qu'elle évite la concurrence avec les chimio-organotrophes. De plus, de nombreux composés inorganiques oxydés, tels que le H_2 et le H_2S , sont des déchets de ces chimio-organotrophes. Ainsi, les chimiolithotrophes ont élaboré des stratégies évoluées pour exploiter des ressources que d'autres organismes sont incapables d'utiliser.

Les phototrophes

Les micro-organismes **phototrophes** possèdent un pigment qui leur permet d'utiliser la lumière comme source d'énergie, ce qui explique par ailleurs leur coloration cellulaire (voir figure 2.10a). À la différence des organismes chimiotrophes, les phototrophes ne requièrent pas de composés chimiques comme source d'énergie, l'ATP étant produit à partir de l'énergie solaire. Cela constitue un avantage important, car il

exclut toutes compétitions pour l'énergie avec les chimiotrophes, la lumière étant disponible dans un grand nombre d'habitats microbiens.

Il existe deux types de phototrophies chez les procaryotes. L'une est appelée *photosynthèse oxygénique* et produit de l'O₂. La photosynthèse oxygénique est caractéristique des cyanobactéries et des micro-organismes phylogénétiquement affiliés. L'autre forme, appelée *photosynthèse anoxygénique*, intervient chez les bactéries vertes et pourpres et ne conduit pas à la production d'O₂. Néanmoins, ces deux groupes de phototrophes utilisent la lumière pour produire de l'ATP, et leurs mécanismes de synthèse sont remarquablement similaires. En effet, les principes de base de la photosynthèse oxygénique ont évolué à partir des procédés anoxygéniques, moins complexes (voir chapitre 17).

Les hétérotrophes et les autotrophes

Toutes les cellules nécessitent du *carbone* comme nutriment principal. Les cellules microbiennes sont soit **hétérotrophes**, nécessitant un ou plusieurs composés organiques comme source de carbone, soit **autotrophes**, leur source de carbone étant le CO₂. Les chimio-organotrophes sont aussi des hétérotrophes. À l'opposé, de nombreux chimiolithotrophes et pratiquement tous les phototrophes sont autotrophes. Les autotrophes sont parfois appelés *producteurs primaires*, parce qu'ils synthétisent de la matière organique à partir du CO₂, à la fois pour leur propre bénéfice et celui des chimio-organotrophes. Ces derniers se nourrissent directement des producteurs primaires ou à partir des produits qu'ils

excrètent. Toute la matière organique de la Terre a été synthétisée par des producteurs primaires, principalement des organismes phototrophes.

Les habitats et les environnements extrêmes

Les micro-organismes sont présents partout où règne la vie. Cela inclut des habitats tels que le sol, l'eau, les animaux et les plantes, mais aussi toutes les structures fabriquées par l'homme. En effet, la stérilité (absence de forme de vie) au sein d'un échantillon environnemental est extrêmement rare.

Certains de ces environnements microbiens peuvent s'avérer trop extrêmes pour l'espèce humaine. Bien qu'ils soient des défis à la survie des micro-organismes, dans bien des cas les environnements extrêmes regorgent de vie microbienne. Les procaryotes habitant de tels environnements sont appelés **extrémophiles**, un groupe remarquable constitué essentiellement de procaryotes qui définissent collectivement les limites physico-chimiques de la vie.

Les extrémophiles abondent dans des environnements aussi rigoureux que les sources chaudes, la glace des lacs gelés, les glaciers, les océans polaires, les milieux hypersalins, alcalins ou acides (pH inférieur à 0 et aussi élevé que 12). Ces procaryotes ne sont pas seulement *tolérants* à ces conditions extrêmes, mais celles-ci sont *requises* pour leur croissance, ce qui explique l'appellation *extrémophiles* (le suffixe « -phile » signifiant « aimer »). Le tableau 2.1 résume les valeurs extrêmes de certains paramètres pour des procaryotes extrémophiles et liste leurs habitats. Nous reverrons plusieurs de ces espèces aux chapitres 6, 12 et 13.

TABEAU 2.1 CLASSE ET EXEMPLES D'EXTRÉMOPHILES^a

Condition extrême	Terme descriptif	Genres/espèces	Domaine	Habitat	Minimum	Optimum	Maximum
Température							
Élevée	Hyperthermophile	<i>Pyrolobus fumarii</i>	Archaea	Source chaude hydrothermale marine	90 °C	106 °C	113 °C ^b
Basse	Psychrophile	<i>Polaromonas vacuolata</i>	Bacteria	Mer de glace	0 °C	4 °C	12 °C
pH							
Faible	Acidophile	<i>Picrophilus oshimae</i>	Archaea	Sources chaudes acides	-0,06	0,7 ^c	4
Élevé	Alcalophile	<i>Natronobacterium gregoryi</i>	Archaea	Lacs salés	8,5	10 ^d	12
Pression	Barophile	<i>Moritella yayanosii</i> ^e	Bacteria	Sédiments marins profonds	500 atm	700 atm	>1000atm
Salinité (NaCl)	Halophile	<i>Halobacterium salinarum</i>	Archaea	Milieux salés	15 %	25 %	32 % (saturation)

a Chaque organisme présenté est le « détenteur du record » pour ces conditions extrêmes de croissance.

b *Archaea* récemment isolée serait capable de croissance jusqu'à 121 °C.

c *P. oshimae* est aussi thermophile, capable de croître à 60 °C.

d *N. gregoryi* est aussi un halophile extrême, ayant un optimal de croissance avec 20 % NaCl.

e *Moritella yayanosii* est aussi psychrophile, ayant un optimal de croissance à 4 °C.

Contrôlez vos acquis

Toutes les cellules requièrent des sources de carbone et d'énergie. Les termes chimio-organotrophe, chimiolithotrophe et phototrophe désignent respectivement les cellules utilisant des composés organiques, des composés inorganiques ou de la lumière comme source d'énergie. Les organismes autotrophes utilisent du CO₂ comme source de carbone, alors que les hétérotrophes utilisent du carbone organique. Les extrémophiles sont abondants dans des environnements où certains organismes plus évolués ne pourraient pas survivre.

- Comment différencier, par observation microscopique, un micro-organisme phototrophe d'un micro-organisme chimiotrophe ?
- Qu'est ce qu'un extrémophile ?

2.5 La diversité des procaryotes

Le groupe des procaryotes se scinde en deux domaines distincts, les *Archaea* et les *Bacteria* (voir figure 2.7). La plupart des procaryotes que connaît l'étudiant débutant en microbiologie appartiennent au domaine des *Bacteria*. Nous commençons donc par celles-ci.

Les *Bacteria*

Le domaine des *Bacteria* est extrêmement diversifié, comportant tous les procaryotes pathogènes connus à ce jour, ainsi que des centaines d'autres espèces non pathogènes. De plus, ce domaine présente une grande variété de morphologies et de physiologies. Les **protéobactéries** sont le groupe (*phylum*) le plus important des bactéries (voir figure 2.9). Chez les protéobactéries se retrouvent un grand nombre de chimio-organotrophes, tel qu'*Escherichia coli*, organisme modèle en physiologie, biochimie et biologie moléculaire. Plusieurs phototrophes (voir figure 2.10a) et chimiolithotrophes (voir figure 2.10b) sont aussi des protéobactéries. De nombreux chimiolithotrophes utilisent le sulfure d'hydrogène (H₂S, odeur d'œuf pourri) dans leur métabolisme, conduisant à la production de soufre élémentaire stocké à l'intérieur ou en périphérie de la cellule (voir figure 2.10b). Le soufre est un produit d'oxydation du H₂S et peut à son tour être oxydé en sulfate (SO₄²⁻). Le sulfure (S²⁻) et le soufre sont oxydés pour permettre la réalisation d'importantes réactions métaboliques, telles que la fixation de CO₂ (autotrophie) ou la production d'énergie (voir figure 2.8). De nombreux autres procaryotes communs du sol, de l'eau, des plantes, des animaux, ainsi que des espèces pathogènes (*Salmonella*, *Rickettsia*, *Neisseria* et bien d'autres encore), sont des protéobactéries. Celles-ci incluent les espèces de *Pseudomonas* qui, pour beaucoup d'entre elles, sont capables de dégrader des complexes organiques naturels ou synthétiques, et d'*Azobacter*, capables de fixer l'azote.

Certaines bactéries peuvent être distinguées par l'utilisation de la coloration de Gram, technique qui permet de distinguer

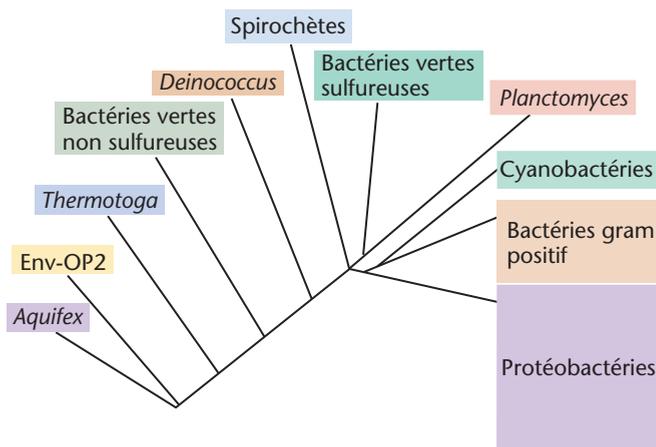
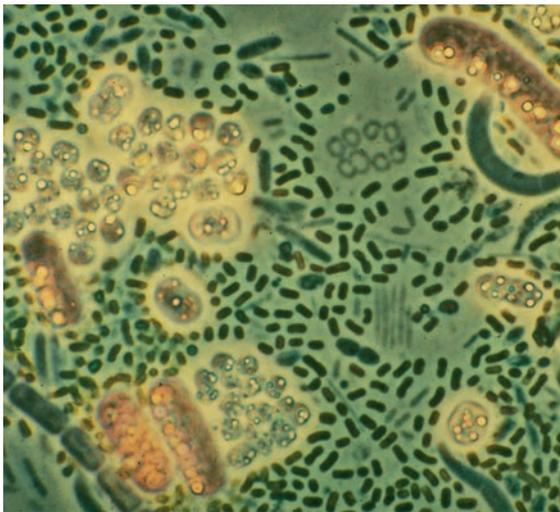


FIGURE 2.9 Arbre phylogénétique détaillé des *Bacteria*. Cet arbre phylogénétique ne représente pas tous les groupes connus de *Bacteria*. La dimension de chaque rectangle de couleur est proportionnelle au nombre relatif de genres et d'espèces connus par groupes. Les protéobactéries constituent à ce jour le groupe le plus représenté chez les *Bacteria*. Le groupe dit « Env » (environnemental) n'est pas représentatif d'une espèce cultivée mais de séquences de gènes de l'ARNr obtenues d'un organisme issu d'un échantillon environnemental (voir le texte). Dans cet exemple, l'affiliation la plus proche du groupe Env-OP2 est *Aquifex*. Bien qu'absents sur cet arbre phylogénétique, de nombreux autres groupes de séquences environnementales existent.

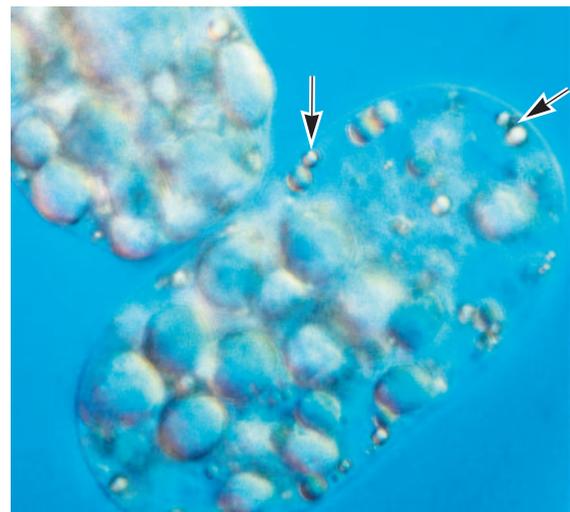
les cellules *Gram positif* des cellules *Gram négatif* (voir chapitre 4). Les **Gram positif** se distinguent par une parenté phylogénétique et des propriétés de paroi communes. On retrouve ainsi *Bacillus*, une bactérie formant des endospores (découverte par Ferdinand Cohn – voir section 1.5 et figure 2.11a), *Chlostridium*, et d'autres bactéries sporulantes telles que *Streptomyces*, capable de produire des antibiotiques. On trouve également des bactéries lactiques telles que *Lactobacillus* et *Streptococcus* (voir figure 2.11b), qui sont fréquemment identifiées dans les produits laitiers, les plantes et la matière en décomposition. Les mycoplasmes sont aussi apparentés aux Gram positif : ces procaryotes n'ont pas de paroi cellulaire et contiennent de très petits génomes. Les *Mycoplasma* sont souvent des pathogènes et constituent un genre important au sein de ce groupe, présentant un intérêt médical de premier ordre (voir section 12.21 et figure 12.62).

Les **cyanobactéries** (voir figure 2.12), phototrophes oxygéniques, sont phylogénétiquement apparentées aux bactéries Gram positif (voir figure 2.9). Elles ont joué un rôle crucial dans l'évolution de la vie sur la Terre, pour avoir été les premiers phototrophes oxygéniques (voir figure 1.1b). La production d'O₂ à la surface terrestre, qui était alors anoxique, a ouvert la voie à l'évolution des procaryotes qui, eux, étaient capables de respirer de l'oxygène. Le développement « d'organismes supérieurs », tels que les végétaux et les animaux, suivit des milliards d'années plus tard, dans un environnement enrichi en oxygène.

De nombreuses espèces de bactéries ont des morphologies uniques. Ces espèces incluent le groupe aquatique des **Planctomyces**, qui se caractérisent par des cellules comportant un pédoncule leur permettant de se fixer à un substrat solide (voir figure 2.13).



D. E. Caldwell



Hans-Dietrich Babenzien

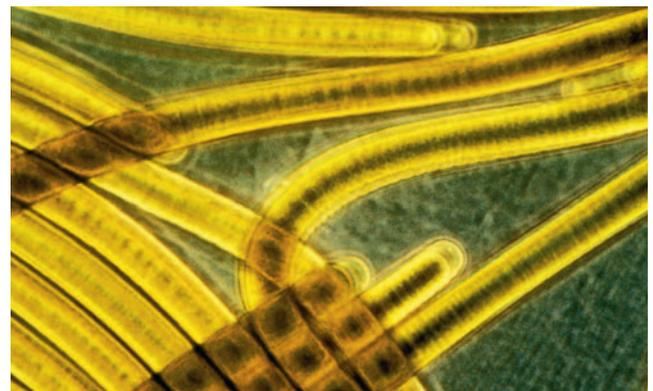
(a)

(b)

FIGURE 2.10 Protéobactéries phototrophes et chimiolithotrophes. (a) Observation au microscope d'une communauté microbienne où des bactéries phototrophes sulfureuses pourpres, *Chromatium*, sont identifiables grâce à leur grande taille, leur couleur rouge et leur forme de bacille. Une cellule a un diamètre d'environ 10 µm. (b) *Achromatium* est une bactérie chimiolithotrophe soufre-oxydante de grande taille. Le diamètre d'une cellule mesure environ 20 µm. Des globules de soufre élémentaire sont visibles à l'intérieur des cellules (indiqués par des flèches). Ces deux micro-organismes sont capables d'oxyder le sulfure d'hydrogène (H₂S) produit par des bactéries sulfato-réductrices. Les bactéries sulfato-réductrices sont des chimio-organotrophes capables de coupler l'oxydation de composés organiques ou de H₂ à la réduction du sulfate (SO₄²⁻) en H₂S, complétant ainsi le cycle du soufre (voir section 19.13).

Elles incluent aussi les **spirochètes**, bactéries de forme hélicoïdale responsables de nombreuses maladies, notamment la syphilis et la maladie de Lyme (voir sections 26.12 et 27.4).

Deux autres groupes de *Bacteria* sont phototrophes : les **bactéries vertes sulfureuses** (groupe des *Chlorobium*) et les **bactéries vertes non sulfureuses** (groupe des *Chloroflexus*) (voir figure 2.15). Ces espèces contiennent toutes deux des pigments photosynthétiques similaires et sont capables d'autotrophie. *Chloroflexus* est un procaryote filamenteux retrouvé au niveau des sources chaudes, ainsi que des baies marines peu profondes, et représente souvent l'organisme majoritaire des



R. W. Castenholz

(a)



Tiffany Full et M. T. Madigan

(a)



T. D. Brock

(b)

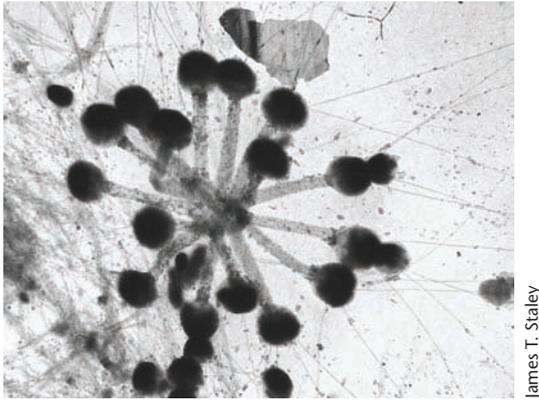
FIGURE 2.11 Bactéries Gram positif. (a) *Bacillus*, une bactérie sporulante en forme de bâtonnet, se présentant ici sous l'aspect de cellules en chaînettes. Remarquez la présence d'endospores (structures réfringentes) à l'intérieur des cellules. Les endospores sont extrêmement résistantes aux agents chimiques, à la chaleur et aux radiations. (b) *Streptococcus* est une bactérie de forme sphérique (coque), formant des chaînettes. Les streptocoques se retrouvent dans les produits laitiers et certaines souches sont potentiellement pathogènes.



R. W. Castenholz

(b)

FIGURE 2.12 Cyanobactéries filamenteuses. (a) *Oscillatoria*, (b) *Spirulina*. Les cyanobactéries sont responsables de l'apparition de l'oxygène sur Terre. Elles sont aussi connues sous forme unicellulaire, coloniale et hétérocystée. Cette dernière forme est capable de fixer l'azote grâce à des structures nommées *hétérocystes* (voir sections 12.25 et 17.28).



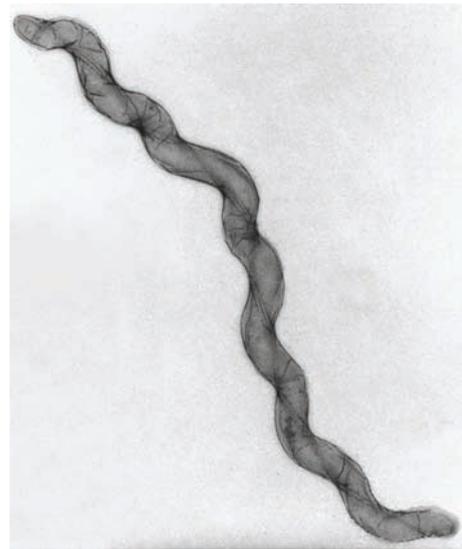
James T. Staley

FIGURE 2.13 Morphologie atypique de la bactérie pédonculée *Planctomyces*. De nombreuses bactéries groupées en forme de rosette sont reliées par leur pédoncule.

tapis bactériens. *Chloroflexus* est aussi remarquable car il est soupçonné d'être un chaînon important dans l'évolution de la photosynthèse (sections 12.35 et 17.7).

Le genre *Chlamydia* (voir figure 2.9), dont la plupart des espèces, hébergées chez l'homme, sont des pathogènes transmissibles par voies sexuelles et respiratoires (voir sections 12.27 et 26.13). Les *Chlamydia* sont des parasites intracellulaires obligatoires, ce qui signifie qu'elles vivent à l'intérieur de cellules d'organismes évolués, et dans ce cas de cellules humaines. Il existe plusieurs autres pathogènes procaryotes intracellulaires, tels que *Rickettsia* (membre des protéobactéries qui provoque des maladies telles que le typhus et la fièvre pourprée des Montagnes Rocheuses) et *Mycobacterium tuberculosis* (bactérie Gram positif responsable de la tuberculose). La localisation intracellulaire de ces pathogènes leur permet entre autres de se protéger du système immunitaire de leur hôte.

Un autre groupe majeur de bactéries, *Deinococcus* (voir figure 2.9), est composé de bactéries présentant des parois cellulaires inhabituelles et qui sont capables de résister à des taux

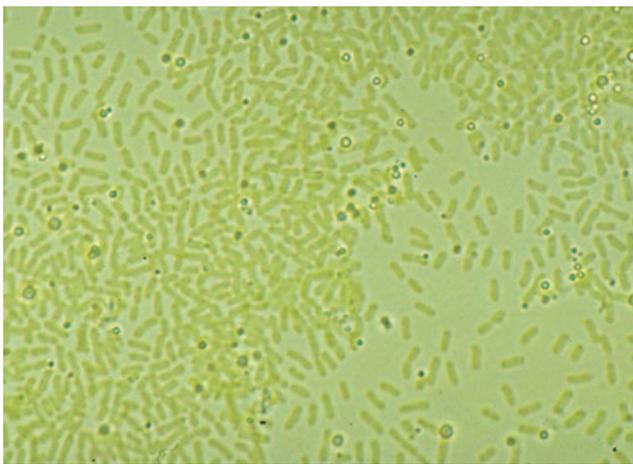


John Breznak

FIGURE 2.14 Spirochètes. Une cellule de *Spirochaeta zuelzeri*. Ces procaryotes à la morphologie particulière sont phylogénétiquement distincts (voir figure 2.9). Les spirochètes sont très ubiquistes et certains sont responsables d'affections telles que la syphilis et la maladie de Lyme.

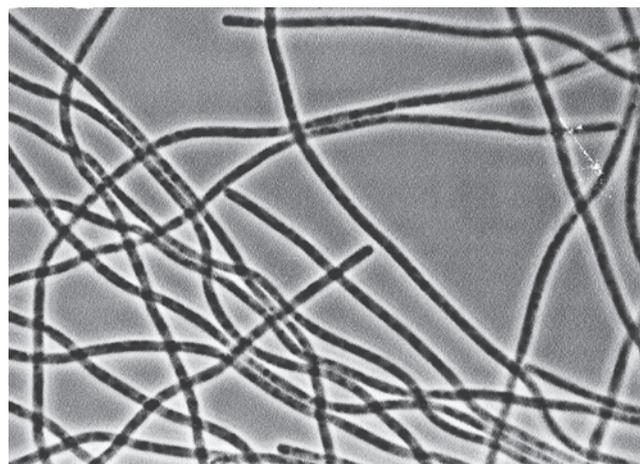
d'irradiation importants, *Deinococcus radiodurans* (voir figure 2.16) étant la principale espèce de ce groupe. Cet organisme est capable de survivre à des doses de radiation largement supérieures à celles suffisantes pour tuer un animal, grâce à des mécanismes de réparation de son génome. Ce micro-organisme surprenant sera étudié plus en détail à la section 12.34.

Enfin, quelques groupes des *Bacteria* divergent à la base de l'arbre universel du vivant (voir figure 2.9). Malgré le fait qu'ils soient phylogénétiquement distincts, ces groupes ont la capacité de croître à des températures élevées (*hyperthermophilie*). Ainsi, des organismes tels que *Aquifex* (voir figure 2.17) et *Thermotoga* sont capables de se développer dans de l'eau



Norbert Pfennig

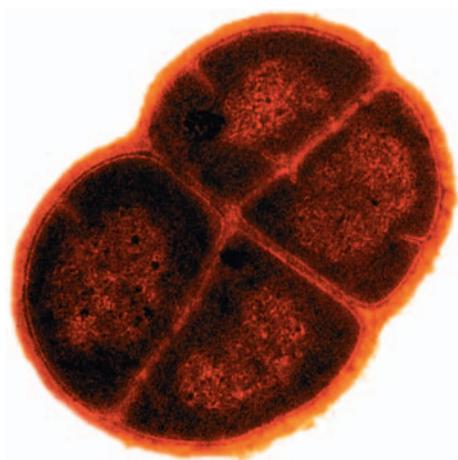
(a)



M. T. Madigan

(b)

FIGURE 2.15 Bactéries vertes phototrophes. (a) *Chlorobium* (bactéries vertes sulfureuses) ; la largeur d'une cellule est d'environ 0,8 μm . (b) *Chloroflexus* (bactéries vertes non sulfureuses) ; la largeur d'un filament est d'environ 1,3 μm . Phylogénétiquement assez éloignés (voir figure 2.9), ces micro-organismes se caractérisent par des pigments et des structures membranaires similaires (voir section 17.2).



Michael J. Daly

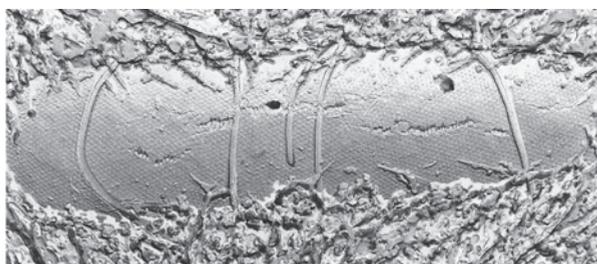
FIGURE 2.16 *Deinococcus radiodurans* : une bactérie fortement radio-résistante. Cette bactérie résiste à des niveaux de radiation bien supérieurs à ceux susceptibles de tuer un homme. Voir section 12.34 pour l'étude de ses étonnantes propriétés de radio-résistance.

proche de son point d'ébullition (sources hydrothermales). Le caractère précoce de la bifurcation de ces groupes (voir figures 2.7 et 2.9) conforte l'idée qu'à l'origine la température à la surface de la Terre était bien plus élevée qu'aujourd'hui (voir section 11.1). Les organismes primitifs étaient donc probablement des hyperthermophiles. C'est ce que montrent les arbres phylogénétiques des *Bacteria* et des *Archaea* (voir figures 2.9 et 2.18). Des micro-organismes tels qu'*Aquifex*, *Methanopyrus* et *Pyrolobus* pourraient donc être considérés comme les descendants de très anciennes lignées cellulaires.

Les Archaea

Le domaine des *Archaea* (voir figure 2.18) se divise en deux : les *Euryarchaeota* et les *Crenarchaeota*. Chacune de ces divisions représente une branche majeure de l'arbre des *Archaea* (voir figure 2.18). De nombreux *Archaea* sont des extrémophiles, dont certaines espèces sont capables de croître à des températures et des pH extrêmes (voir tableau 2.1). Par exemple, *Pyrolobus* (voir figures 2.18 et 2.19) est le procaryote le plus thermophile connu (voir tableau 2.1).

Toutes les *Archaea* sont chimiolithotrophes, bien qu'*Halobacterium* puisse utiliser la lumière pour synthétiser de l'ATP, mais d'une manière différente des autres organismes phototrophes.



Reinhard Rachel et Karl O. Stetter

FIGURE 2.17 *Aquifex*. Ces espèces hyperthermophiles ont une température optimale de croissance supérieure à 80 °C et sont positionnées, sur l'arbre universel du vivant, à la base de la branche des *Bacteria* (voir figure 2.9).

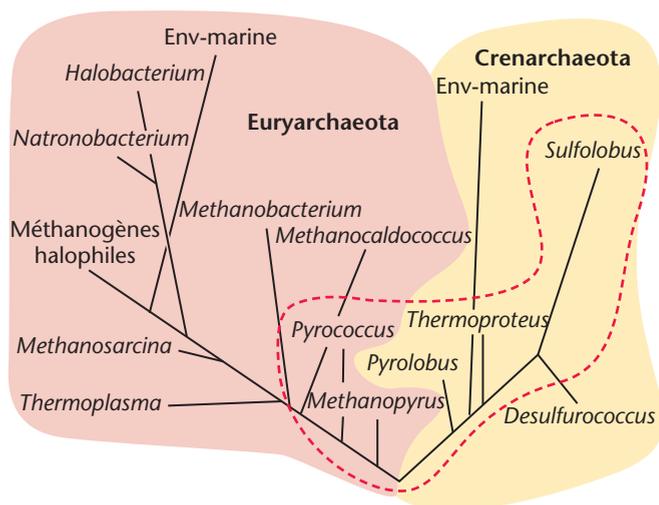
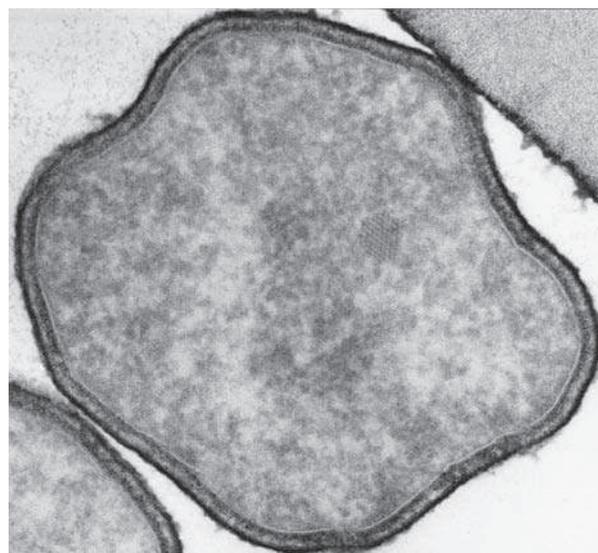


FIGURE 2.18 Arbre phylogénétique détaillé du domaine des *Archaea*. Tous les groupes d'*Archaea* décrits ne sont pas représentés sur cet arbre. Il existe des sous-groupes d'*Archaea*, les *Euryarchaeota* et les *Crenarchaeota*.

Les hyperthermophiles, des organismes capables de croître à très haute température, sont délimités par une ligne en pointillé rouge. Les méthanogènes, les halophiles extrêmes et les acidophiles extrêmes sont représentés en rose. Chaque groupe comporte des lignées environnementales spécifiques (Env-marine), qui sont pour la plupart des espèces marines (voir figure 2.9). Il y a un nombre équivalent d'espèces dans les deux sous-groupes d'*Archaea*, mais le nombre total d'*Archaea* cultivées est bien inférieur à celui des *Bacteria*.

Certaines *Archaea* utilisent des composés organiques dans leur métabolisme énergétique. Néanmoins, la plupart sont chimiolithotrophes, leur principale source d'énergie étant l'hydrogène (H_2) (voir figure 2.8).

Les *Euryarchaeota* (voir figure 2.8) se subdivisent en trois groupes d'organismes ayant des physiologies distinctes. Certaines espèces ont besoin d'oxygène (O_2), alors qu'il est létal



Reinhard Rachel et Karl O. Stetter

FIGURE 2.19 *Pyrolobus*. Une *Archaea* hyperthermophile dont la température optimale de croissance est supérieure à celle du point d'ébullition de l'eau (100 °C) !

pour d'autres ; d'autres espèces sont capables de croître à des niveaux extrêmes de pH (voir tableau 2.1). Les *méthanogènes* tels que *Methanobacterium* sont des anaérobies strictes. Leur métabolisme est unique en ce sens qu'ils puisent leur énergie en *produisant* un composé riche en énergie, le méthane (gaz naturel). Le rôle joué par les méthanogènes est essentiel pour la dégradation de la matière organique de la nature (voir sections 13.4, 17.7 et 19.10). Ainsi, pratiquement tout le gaz naturel sur la Terre est issu de leur métabolisme.

Les halophiles extrêmes sont phylogénétiquement proches des méthanogènes (voir figure 2.18), mais physiologiquement distincts. À la différence des méthanogènes qui sont tués en présence d'oxygène, les halophiles extrêmes *requièrent* de l'oxygène et sont caractérisés par leurs besoins élevés en sels (NaCl) nécessaires à leur métabolisme et leur reproduction. C'est pourquoi ces micro-organismes sont appelés *halophiles* (« qui aiment le sel »). D'ailleurs, des micro-organismes tels qu'*Halobacterium* sont si halophiles qu'ils sont capables de croître sur et à l'intérieur des cristaux de sel (voir figure 2.20).

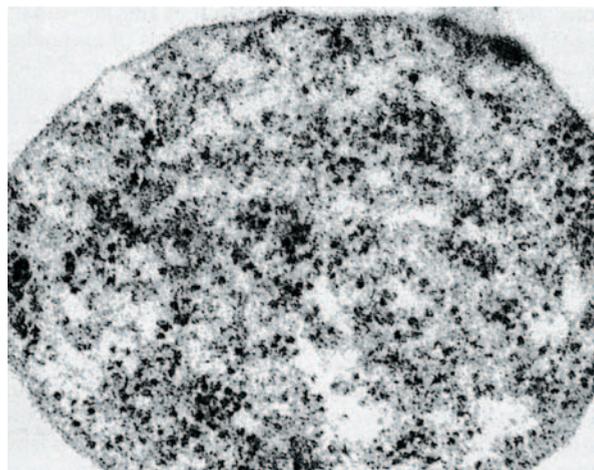
Comme nous l'avons mentionné précédemment, de nombreux procaryotes sont phototrophes et peuvent produire de l'ATP grâce à la lumière. Bien que les espèces d'*Halobacterium* ne produisent pas de chlorophylle comme de vrais phototrophes, ils sont tout de même pourvus d'une classe de pigments capables d'absorber la lumière et de synthétiser de l'ATP (section 13.3). Les halophiles extrêmes se retrouvent dans les lacs salés, les marais salants et bien d'autres environnements très salés. Certains d'entre eux, tels que *Natronobacterium*, sont présents dans des lacs de soude, milieu caractérisé par une importante concentration en sel et un pH élevé. Ces micro-organismes *alcalophiles*, sont capables de croître à des pH supérieurs à ceux de tous les autres organismes (voir tableau 2.1).

Un dernier groupe d'*Archaea* est constitué par les thermoacidophiles, tels que *Thermoplasma* (voir figure 2.21). Ces procaryotes ont une membrane cytoplasmique, mais sont dépourvus de paroi cellulaire (semblables à cet égard au *Mycoplasma*) ; ils ont une faculté de croissance optimale à des températures élevées et à des pH extrêmement faibles. Ce groupe comprend *Picrophilus*, le plus acidophile de tous les procaryotes connus (voir tableau 2.1).



William D. Grant

FIGURE 2.20 *Archaea* halophile extrême. Flacon de saumure ayant atteint le point de précipitation du NaCl et contenant l'espèce halophile extrême, *Halobacterium*. Les pigments contenus dans ce micro-organisme absorbent la lumière et permettent ainsi la production d'ATP. Des cellules de *Halobacterium* peuvent aussi survivre dans des cristaux de sel (voir Focus, chapitre 4, Combien de temps une endospore peut-elle survivre ?).



T. D. Brock

FIGURE 2.21 Procaryotes acidophiles extrêmes.

Thermoplasma, phylogénétiquement proche de *Picrophilus*, est une *Archaea* dépourvue de paroi et capable de croître à des températures relativement élevées et des pH extrêmement faibles (voir tableau 2.1). Malgré son appartenance au domaine des *Bacteria*, le genre *Mycoplasma* compte des espèces sans paroi. Les procaryotes n'ayant pas de paroi sont présentés dans les sections 12.21 et 13.5.

Analyses phylogénétiques de communautés microbiennes

Tous les *Archaea* ne sont pas des extrémophiles. La plupart de ces *Archaea* ont déjoué jusqu'à présent toute tentative de culture en laboratoire, ce qui limite nos connaissances sur leurs fonctions dans leur environnement. Il en est de même pour les espèces non cultivées de *Bacteria*. Comme ils ne sont pas cultivés, comment pouvons-nous connaître l'existence de ces micro-organismes ? Nous le savons parce qu'il est possible d'extraire l'ARN ribosomique de cellules contenues dans des échantillons environnementaux tels que le sol. La présence d'ARN ribosomique dans un échantillon révèle ainsi la présence des micro-organismes qui l'ont synthétisé. Après l'extraction et le séquençage des ARN ribosomiques d'un échantillon, il est possible d'établir un arbre phylogénétique comme lors d'une étude de la diversité microbienne à partir de cultures (voir figures 2.9 et 2.18).

L'utilisation de ces outils *moléculaires pour l'étude en écologie microbienne*, initialement mis au point par le microbiologiste américain Norman Pace, a permis de constater que la diversité des procaryotes était beaucoup plus grande que celle envisagée auparavant. L'étude, par cette approche, de pratiquement n'importe quel habitat révèle que la majorité des micro-organismes n'a jamais été cultivée. Le défi est maintenant de recueillir suffisamment d'indices sur ces micro-organismes non cultivés pour mettre au point de nouvelles techniques afin de pouvoir les cultiver. L'analyse génomique d'*Archaea* et de *Bacteria* non cultivés (génomique environnementale, voir section 18.6) permet d'identifier les gènes de ces organismes et de révéler leurs capacités métaboliques. Ainsi, la connaissance du modèle métabolique contribuera à la conception de nouveaux outils d'isolation de ces micro-organismes.

Contrôlez vos acquis

Plusieurs groupes phylogénétiques sont présents dans les domaines des *Archaea* et des *Bacteria*, ainsi qu'une grande diversité de morphologies cellulaires et de physiologies. Les analyses d'ARN ribosomiques extraits d'échantillons environnementaux ont révélé de nombreux groupes phylogénétiques distincts, mais à ce jour non cultivés.

- Quelles espèces appartenant aux protéobactéries résident majoritairement dans notre intestin ?
- Pourquoi peut-on dire que les cyanobactéries ont initié des conditions favorables au développement de formes de vie supérieures à la surface de la Terre ?
- En quoi le genre *Halobacterium* est-il particulier ?
- Comment peut-on identifier la présence d'un type de procaryote dans un échantillon environnemental sans utiliser l'approche culturale ?

2.6 Les micro-organismes eucaryotes

Les principales caractéristiques unissant les micro-organismes eucaryotes sont une organisation cellulaire distincte (voir figure 2.1) et leur relation phylogénétique (voir figure 2.7). L'étude du domaine des *Eukarya* (voir figure 2.22) montre que le groupe d'organismes ayant le plus divergé (les animaux et les végétaux) se situe à l'extrémité de la branche principale de l'arbre. Il est intéressant de constater que les groupes phylogénétiques positionnés à la base de la branche du domaine des *Eukarya* sont des eucaryotes de structure simple, dépourvus de mitochondries et d'autres organelles majeurs. Ainsi, les *Giardia*, de l'ordre des diplomonadines (figure 2.22) sont probablement les descendants de cellules primitives qui n'ont pas subi d'endosymbiose ou qui ont perdu leur symbiote (voir sections 2.3, 11.3 et 14.4). La plupart de ces eucaryotes positionnés à la base de l'arbre du vivant sont des parasites de l'homme et d'animaux, ils sont incapables de survivre indépendamment.

La diversité microbienne des eucaryotes

Tout comme les procaryotes, il existe une très grande diversité d'eucaryotes. Ces micro-organismes sont communément appelés **protistes**. Certains d'entre eux, tels que les algues (voir figure 2.23a), sont phototrophes. En effet, ces algues contiennent des organites riches en chlorophylle appelés *chloroplastes* et peuvent vivre dans des environnements pauvres composés de seulement quelques minéraux (par exemple K, P, Mg, N, S), d'eau, de CO₂ et de lumière. Les algues sont présentes dans des habitats terrestres et aquatiques, et sont les principaux producteurs primaires. Les mycètes (voir figure 2.23b) sont soit unicellulaires (levure), soit filamenteux (moisissures), et ne possèdent pas de pigments photosynthétiques. Ces champignons sont d'ailleurs les principaux agents

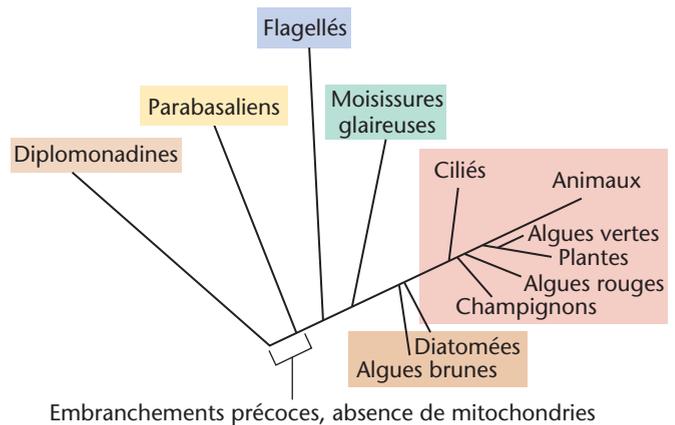


FIGURE 2.22 Arbre phylogénétique détaillé du domaine des *Eukarya*. Tous les groupes d'*Eukarya* décrits ne sont pas représentés sur cet arbre. Certains embranchements précoces d'espèces d'*Eukarya* ne possèdent pas d'organelle autre que le noyau. Remarquez combien les organismes les plus évolués (les végétaux et les animaux) sont proches du sommet de l'arbre.

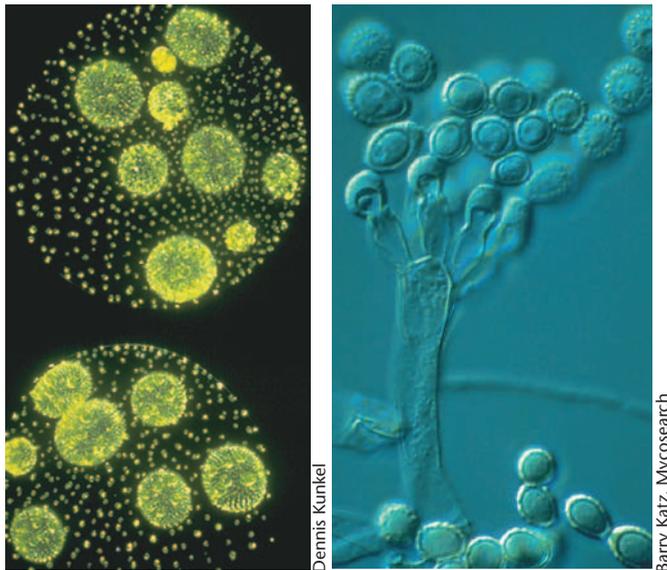
de biodégradation de la nature et recyclent la majorité de la matière organique des sols et d'autres écosystèmes.

Les cellules des algues et des champignons possèdent des parois cellulaires alors que les protozoaires (voir figure 2.23c) n'en ont pas. La plupart des protozoaires sont mobiles et certaines espèces sont ubiquistes (habitat aquatique, pathogène humain et animal). Différents protozoaires sont répartis sur l'arbre des *Eukarya*. Certaines espèces telles que les flagellés se retrouvent à la base de l'arbre, alors que d'autres espèces ciliées, telles que *Paramecium* (voir figure 2.23), se retrouvent dans les branches supérieures (voir figure 2.22). Les *myxomycètes* ressemblent à des protozoaires du fait qu'ils sont mobiles et n'ont pas de paroi cellulaire, mais ils en diffèrent phylogénétiquement et par leur cycle biologique. Durant ce cycle, les cellules mobiles s'agrègent pour former des *fructifications* à partir desquelles sont produites les spores qui donneront naissance à de nouvelles cellules (voir section 14.11). Les myxomycètes sont les premiers protistes à former des coopérations cellulaires pour créer des structures microscopiques.

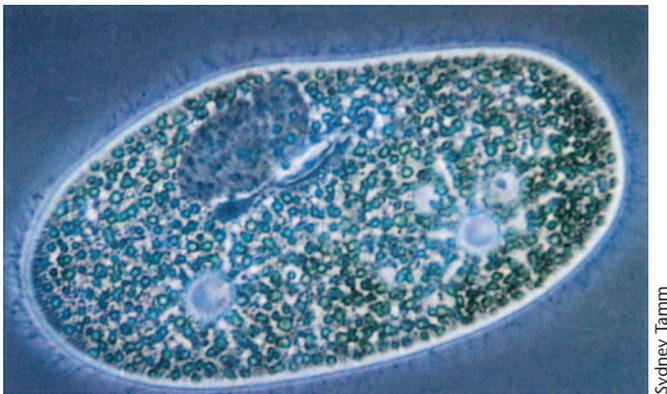
Les **lichens** sont des structures foliacées colonisant majoritairement les rochers, les arbres et autres surfaces (voir figure 2.24). Ils sont un exemple de *mutualisme* microbien, association à bénéfice réciproque entre les différents partenaires. Les lichens sont composés d'un champignon qui sert de support et de protection, et d'un partenaire phototrophique (producteur primaire) qui est soit une algue (eucaryote) soit une cyanobactérie (procaryote). Le lichen est ainsi un « organisme » dynamique qui a développé une stratégie d'interactions mutualistes entre deux micro-organismes très différents.

Remarques finales

Les différents thèmes abordés au cours de ce chapitre ne sont qu'une vue d'ensemble de la diversité microbienne. Il s'agit d'un sujet très vaste qui sera donc poursuivi aux chapitres 12 à 15. C'est volontairement qu'il n'a pas été fait mention ici



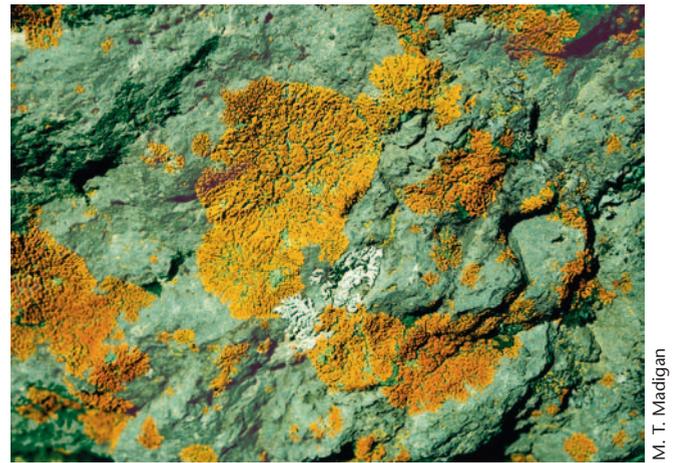
(a) (b)



(c)

FIGURE 2.23 Micro-organismes du domaine des *Eukarya*. (a) Algue ; l'algue verte de structure coloniale *Volvox* (voir section 14.13). Chaque cellule sphérique contient de nombreux chloroplastes, l'organelle spécifique des eucaryotes phototrophes. (b) Champignons ; structures sporulantes typiques d'une moisissure. Chaque spore peut générer de nouveaux filaments mycéliens (voir section 14.12). (c) Protozoaires ; le protozoaire cilié *Paramecium* (voir section 14.10). Les cils agissent comme les rames d'un bateau, permettant la motilité de la cellule.

des virus. Les virus ne sont pas des cellules, mais cependant ils requièrent celles-ci pour leur réplication (voir section 2.1). Les cellules de tous les domaines du vivant possèdent des parasites viraux ; nous traiterons de la diversité virale aux chapitres 9 et 16. Avant d'aborder plus en détail la diversité microbienne, il sera nécessaire d'étudier les particularités moléculaires des cellules, et en particulier celles des procaryotes, tout en découvrant l'extraordinaire diversité des composés chimiques constituant les organismes vivants, conséquence directe de plus de quatre milliards d'années d'évolution.



(a)



(b)

FIGURE 2.24 Lichens. (a) Un lichen de couleur orange sur un rocher. (b) Un lichen de couleur jaune sur une souche d'arbre mort, parc national de Yellowstone, États-Unis. La couleur du lichen provient d'une algue pigmentée présente dans la structure du lichen. Outre de la chlorophylle, ces algues peuvent contenir des pigments caroténoïdes (voir section 17.3), de couleur jaune, orange, brune, rouge, verte ou violette.

Contrôlez vos acquis

La diversité des micro-organismes eucaryotes est composée des algues, des protozoaires, des mycètes et des myxomycètes. Les associations mutualistes d'algues et de mycètes sont appelées lichens.

- Citez au moins deux caractères permettant de différencier les algues des cyanobactéries.
- Citez au moins deux caractères permettant de différencier les algues des protozoaires.
- Exposez les bénéfices mutuels de chaque partenaire du lichen.

QUESTIONS

1. Pourquoi la cellule a-t-elle besoin d'une membrane cytoplasmique (voir section 2.1) ?
2. Quels sont les domaines de la vie possédant une structure cellulaire de type procaryote ? Une telle cellule peut-elle permettre d'étudier les relations évolutives (voir section 2.1) ?
3. En quoi les virus ressemblent-ils aux cellules ? Et en quoi en diffèrent-ils (voir section 2.1) ?
4. Quelle est la signification du terme *génom*e ? En quoi l'organisation du génome des procaryotes est-elle différente de celle des eucaryotes (voir section 2.2) ?
5. Pourquoi les processus de **mitose** et de **méiose** ont-ils lieu dans les cellules eucaryotes (voir section 2.2) ?
6. Combien de gènes un organisme tel qu'*Escherichia coli* compte-t-il ? Comparez ce nombre à celui d'une cellule humaine (voir section 2.2).
7. Énoncez la théorie de l'endosymbiose (voir section 2.3).
8. De nombreuses macromolécules présentes chez les *Archaea* montrent une analogie avec leurs homologues présentes chez les eucaryotes plus importante qu'avec leurs homologues des *Bacteria*. Expliquez pourquoi (voir section 2.3).
9. Quelles sont les différences, du point de vue de leur métabolisme énergétique, entre les chimio-organotrophes et les chimiolithotrophes ? Quelles sont leurs différentes sources de carbone ? Sont-elles alors hétérotrophes ou autotrophes (voir section 2.4) ?
10. Quelle est la particularité du micro-organisme *Pyrolobus* (voir section 2.5) ?
11. Quels sont les points communs et les différences entre ces trois micro-organismes : *Pyrolobus*, *Halobacterium* et *Thermoplasma* (voir section 2.5) ?
12. Examinez la figure 2.18 et donnez la signification de « Envmarine » (voir section 2.5).
13. Quelles sont les différences structurelles et phylogéniques entre *Giardia* et une cellule humaine (voir section 2.6) ?

PROBLÈMES

1. Les cellules procaryotes possédant des plasmides peuvent souvent être débarrassées de ceux-ci (de façon définitive) sans effets dommageables, alors que la suppression du chromosome cellulaire serait létale. Expliquez cela.
2. Il a été dit que les connaissances sur l'évolution des macro-organismes ont précédé celles des micro-organismes. Pensez-vous qu'il serait plus facile de reconstruire l'évolution des équadés plutôt que celle des procaryotes ?
3. Examinez l'arbre phylogénétique de la figure 2.6. En utilisant les données présentées, expliquez pourquoi l'arbre serait incorrect si ses branches conservaient des longueurs identiques mais que la position des organismes 2 et 3 était inversée ?
4. Les microbiologistes ont cultivé une importante diversité de micro-organismes, mais sont conscients qu'il en existe une diversité encore plus abondante, même s'ils n'ont jamais pu les observer ou les cultiver en laboratoire. Expliquez.
5. Quelles données de ce chapitre pourriez-vous utiliser pour convaincre un ami que les extrémophiles ne sont pas uniquement des organismes dont la présence dans leurs habitats respectifs est fortuite ?
6. Argumentez ce point de vue : si les cyanobactéries n'avaient jamais évolué, la vie sur la Terre serait restée seulement de type microbien.

Bon courage



LIENS UTILES 🙌

Visiter :

1. <https://biologie-maroc.com>

- Télécharger des cours, TD, TP et examens résolus (PDF Gratuit)

2. <https://biologie-maroc.com/shop/>

- Acheter des cahiers personnalisés + Lexiques et notions.
- Trouver des cadeaux et accessoires pour biologistes et géologues.
- Trouver des bourses et des écoles privées

3. <https://biologie-maroc.com/emploi/>

- Télécharger des exemples des CV, lettres de motivation, demandes de ...
- Trouver des offres d'emploi et de stage

