

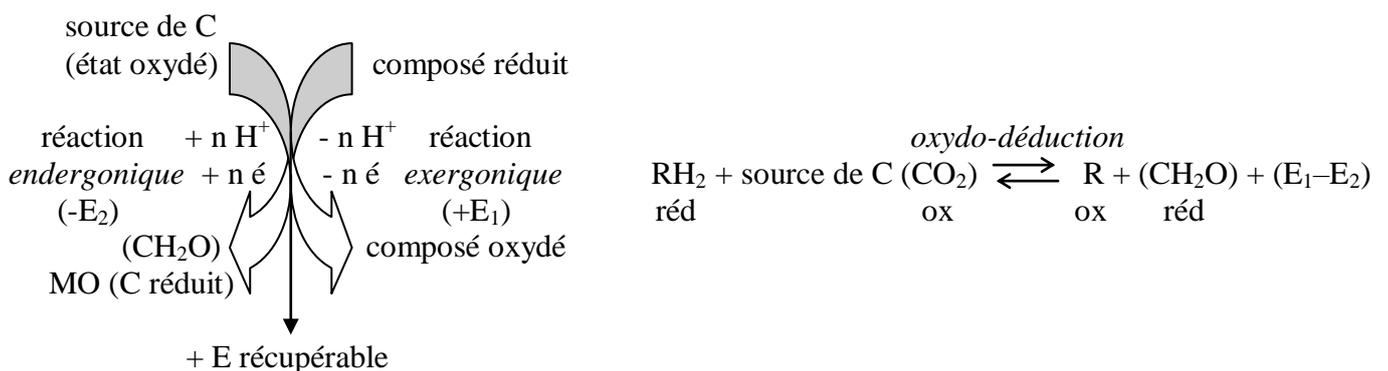
Les types trophiques des microorganismes

Introduction

La biosphère est la fraction de la géosphère occupée par les êtres vivants ; la biosphère se répartit sur la partie superficielle de la lithosphère, l'atmosphère et l'hydrosphère. Les êtres vivants sont au contact d'éléments abiotiques (climat, sol) qui constituent leur biotope ; la communauté d'êtres vivants occupant un biotope défini constitue une biocénose. Un écosystème est l'ensemble des relations fonctionnelles qui unissent les différents participants de la biocénose entre eux et avec leur biotope ; c'est un milieu *thermodynamiquement ouvert*, marqué par un *flux de matière et d'énergie* et qui *tend à s'équilibrer* dans le temps.

Les microorganismes ont en commun d'être microscopiques, ceci *quelle que soit leur position systématique* : Procaryotes (Bactéries, Cyanobactéries), Eucaryotes (micro-algues, Champignons, Protozoaires). Les virus, organismes acellulaires à la limite du monde vivant en sont exclus. Les microorganismes interviennent dans tous les écosystèmes en tant que producteurs, consommateurs (prédateurs, parasites), décomposeurs ; ils participent activement à la minéralisation de la matière organique et sont de ce fait des acteurs indispensables des cycles biogéochimiques du carbone et de l'azote). Les Procaryotes diffèrent des Eucaryotes non seulement par des caractères d'ordre ultra-structural, mais aussi par une plus grande variété de types trophiques.

Tout être vivant doit pour survivre fabriquer sa propre matière organique (croissance, reproduction, renouvellements cellulaire et tissulaire) et doit prélever dans son milieu du *carbone* (MO = matière carbonée du type CH₂O dans le cas d'un « hydrate de C » tel que le Glc), du *pouvoir réducteur* (sources de H⁺ et d'électrons pour réduire le C : H₂O, H₂S), de l'*énergie* nécessaire à la réduction du C. Les types trophiques représentent les différentes modalités de prélèvement dans l'environnement du carbone, du pouvoir réducteur et de l'énergie. Cette variété de l'utilisation des ressources locales est en relation avec la possibilité de nombreuses espèces de se développer dans des conditions extrêmes de T, pH ou dans des milieux que les Eucaryotes ne peuvent pas exploiter (eaux interstitielles, eaux des fonds marins au contact des fumeurs, eaux sursalées...). Le schéma général des réactions d'oxydo-réduction dans le monde vivant est le suivant :

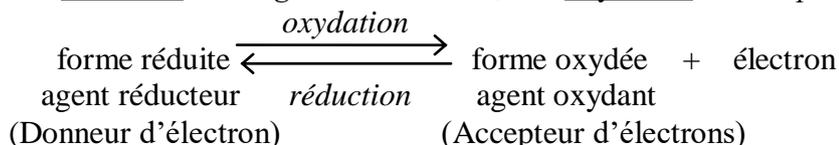


Du point de vue de leur prélèvement de l'énergie dans le milieu, les êtres vivants diffèrent par :

- la *source d'énergie* : captage de l'E rayonnante (E solaire) dans le cas de *phototrophes* ou interception de l'E chimique (oxydation de composés réduits) dans le cas des *chimiotrophes* ;
- la *source de carbone* : minérale (CO₂ atmosphérique) ou organique (MO préexistante) ; on distingue les organismes capables de produire leur propre MO et ceux qui en sont incapables et exploitent la MO préexistante ; on définit ainsi les *autotrophes* et les *hétérotrophes* pour le C ;

- la *source de pouvoir réducteur* : minérale (H_2O , $H_2S...$) ou organique (MO préexistante).

Une réduction est un *gain d'électrons* ; une oxydation est une *perte d'électrons* :



1 - Les microorganismes autotrophes

Les espèces autotrophes pour le carbone (C) peuvent se développer dans un environnement (ou un milieu de culture) purement minéral ; elles sont capables de synthétiser tous les composants organiques des cellules uniquement à partir de substrats minéraux.

1 - 1 - Les photolithotrophes

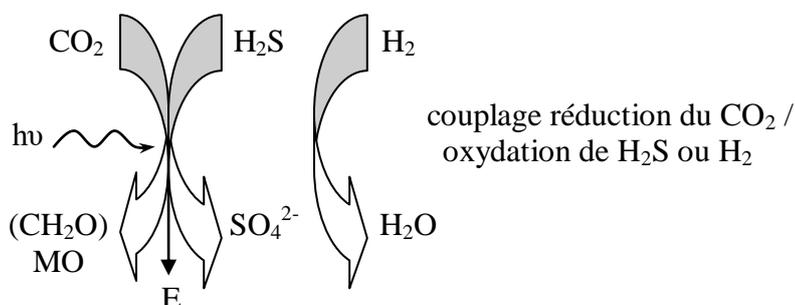
Les cellules photolithotrophes utilisent l'énergie rayonnante d'origine solaire comme source d'énergie, le CO_2 atmosphérique comme source de C et un composé minéral comme source de H^+ et d'électrons.

Les **Archées¹ halophiles** extrêmes possèdent un système simple localisé dans la membrane plasmique et dont le pigment membranaire est la bactériorhodopsine, qui confère une couleur rouge aux milieux sursalés dans lesquels elles prolifèrent : marais salants, lacs sursalés (Mer Morte). Ce sont des Bactéries pourpres non sulfuraires sans chlorophylle. Les molécules de bactériorhodopsine de *Halobacterium halobium* sont formées de 7 hélices transmembranaires ; la chaîne polypeptidique longue de 247 acides aminés est liée à un groupement prosthétique, le rétilnal (le pigment photorécepteur des Archées est proche du pigment photorécepteur des cellules visuelles des Vertébrés, la rhodopsine).

La bactériorhodopsine est une *pompe à protons* : l'absorption d'1 photon provoque un changement conformationnel qui permet la translocation d'1 ou 2 H^+ du cytosol vers l'espace périplasmique compris entre la membrane plasmique et la paroi bactérienne (création d'une force proton-motrice et synthèse d'ATP par une autre protéine membranaire) ; il n'y a pas photosynthèse (pas intervention de PS) mais photophosphorylation.

Les Archées utilisent par ailleurs un autre système de conversion de l'énergie localisé dans la membrane plasmique et qui est à l'origine de la création d'un gradient de H^+ : oxydation de la MO puisée dans le milieu, chaîne respiratoire membranaire, création d'une force proton-motrice (accepteur final des $e^- = O_2$ si le milieu est oxygéné, NO_3^- ou S si le milieu ne l'est pas) : elles sont à la fois photolithotrophes et chémoorganotrophes.

Les **Bactéries photosynthétiques vertes** vivent dans les eaux et les boues sulfureuses (Thiobactériales = Bactéries vertes sulfuraires : *Chlorobium*) ou non sulfuraires (*Chloronema*). Le donneur de H^+ et d'électrons est le sulfure d'hydrogène (hydrogène sulfuré) H_2S dans le premier cas, le dihydrogène atmosphérique H_2 dans le second cas. La photosynthèse s'effectue sans production de O_2 (photosynthèse *anoxygénique*), mais les Bactéries vertes non sulfuraires pratiquent la respiration du O_2 . L'équation générale de la photosynthèse devient :



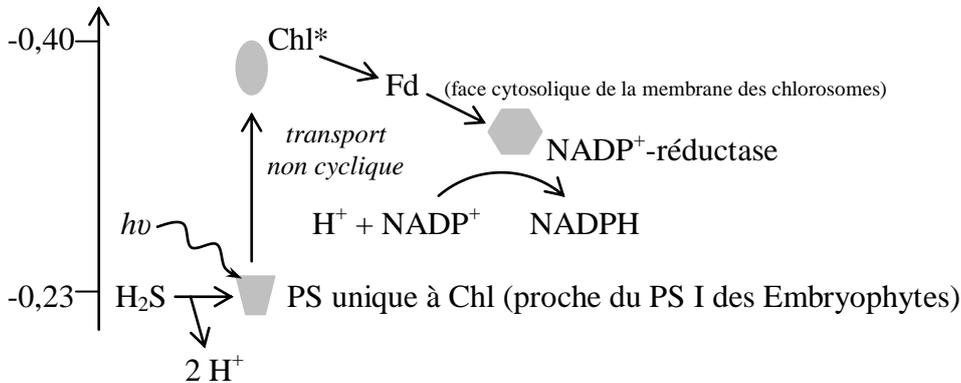
Les Bactéries photosynthétiques vertes possèdent des bactériochlorophylles a, b, c et d qui donnent leur couleur verte aux cellules. Les molécules de chlorophylles sont localisées dans la membrane de vésicules

¹ = Archéobactéries = Archaeobactéries.

du cytoplasme périphérique, les chlorosomes. Ces cellules utilisent l'énergie rayonnante pour transférer 1 H⁺ et 1 électron de H₂S au NADP⁺ ; elles engendrent ainsi le pouvoir réducteur nécessaire à la fixation du C. Le potentiel redox des électrons de H₂S (-0,23 V) est beaucoup plus faible que celui de l'eau (+ 0,82V), ce qui fait que l'absorption d'un quantum d'énergie par le seul photosystème de ces cellules est suffisant pour atteindre un potentiel redox assez élevé pour produire le NADPH.

Le transport des électrons est *non cyclique* : la réduction du NADP⁺ est catalysée par une NADP⁺ réductase. Le soufre, produit secondaire du métabolisme des Bactéries vertes sulfuraires, s'accumule à l'*extérieur* des cellules :

E° (V)

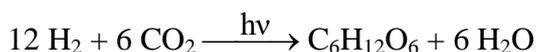
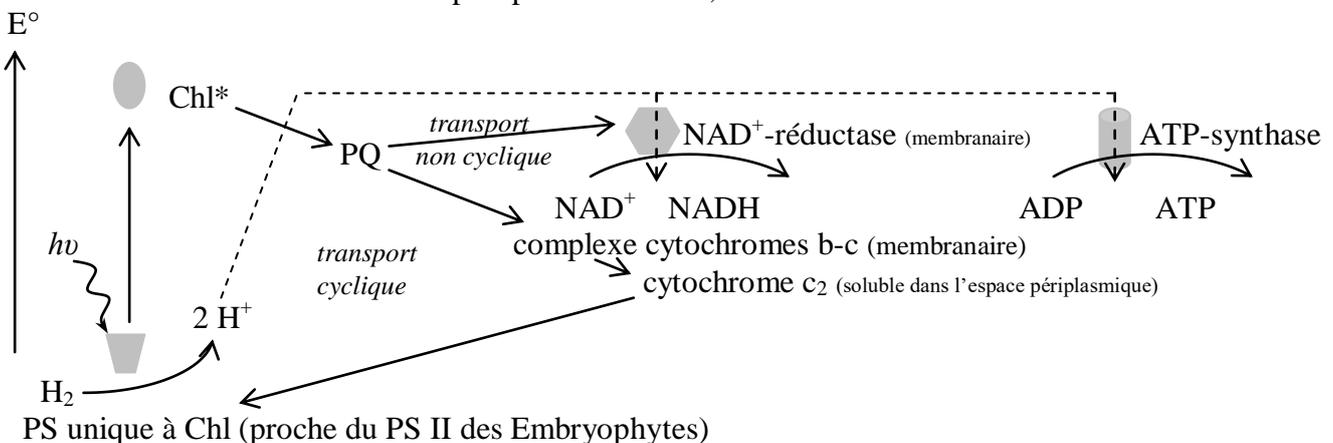


Les **Bactéries photosynthétiques pourpres** vivent dans les eaux ou les boues sulfureuses (Thiorhodobactériales = Bactéries pourpres sulfuraires : *Thiospirillum*) ou non sulfureuses (*Rhodobacter*). Elles pratiquent une photosynthèse *anoxygénique* (ni oxydation de l'eau, ni production de O₂), mais les Bactéries pourpres sulfuraires pratiquent la respiration du O₂. Ces cellules contiennent, en plus des bactériochlorophylles, des caroténoïdes (les bactériopurpurines) qui masquent la couleur verte et confère une couleur pourpre aux cellules. Les pigments assimilateurs sont localisés dans un système membranaire dépendant de la membrane plasmique.

Le transport des électrons est :

- *cyclique* dans le cas des non sulfuraires (translocation des H⁺ par le complexe b-c, d'où synthèse d'ATP et réduction du NAD⁺ ; chaque transporteur est d'abord réduit puis retrouve aussitôt son état oxydé : bilan globale sans oxydation ni réduction) ;

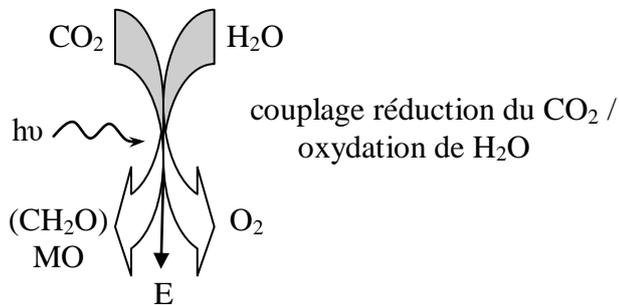
- *non cyclique* dans le cas des sulfuraires (réduction du NAD⁺ (et non du NADP⁺, à la différence des Cyanobactéries) par une NAD⁺-réductase ; récupération des é de la bactériochlorophylle en arrachant les é des sulfures du milieu qui se retrouvent oxydés. Le soufre, produit secondaire du métabolisme des Bactéries pourpres sulfuraires, s'accumule à l'*intérieur* des cellules.



ou



Les **Cyanobactéries** vivent dans les eaux douces ou marines. Elles contiennent des saccules ou thylakoïdes, dont la membrane renferme 2 photosystèmes, PS I (analogue au PS unique des Bactéries photosynthétiques vertes) et PS II (analogue au PS unique des Bactéries photosynthétiques pourpres). Elles pratiquent une photosynthèse oxygénique, c'est-à-dire qu'elles produisent et libèrent dans le milieu du O₂, produit secondaire de leur métabolisme. L'équation générale de la photosynthèse est la même qu'en ce qui concerne les végétaux chlorophylliens (« algues », Embryophytes) :



Le processus photosynthétique est également le même qu'en ce qui concerne les Embryophytes : transport *non cyclique* des électrons (translocation des H⁺ par le complexe b₆-f d'où synthèse d'ATP ; réduction du NADP⁺ par la NADP⁺-réductase) ou *cyclique* (translocation des H⁺ par le complexe b₆-f et synthèse d'ATP, sans production de O₂ car seul le PS I est impliqué).

Les « algues » **planctoniques unicellulaires** de la zone photique² pratiquent la photosynthèse en C₃ à l'instar des Embryophytes. Parmi les organismes phytoplanctoniques les plus représentés et ayant la plus forte productivité, on peut citer :

- Les Haptophytes (Coccolithophorales, « algues » de la Lignée brune) : « algues » unicellulaires de 0,01 mm de diamètre (30.10⁶ cellules.L⁻¹ à l'embouchure du Sénégal). Les cellules sont recouvertes d'une assise gélatineuse couverte de petites pièces celluloseuses qui servent de support à des disques calcaires, les coccolithes (Ø 2,5 à 3 µm, épaisseur 0,4 µm), dont l'ensemble constitue la coccosphère (après la mort des cellules, les coccolithes ont tendance à se séparer ; leur sédimentation dans un bassin subsident tel que la mer de la craie du Crétacé supérieur peut conduire à des dépôts de craie d'une puissance supérieure à 100 m dans le Pays de Caux : 50 à 75 % de coccolithes, 500.10⁹ coccolithes par dm³ de roche). De part et d'autre du noyau sont situés 2 plastes *bruns à jaune doré* (Chl a et b, β-carotène, xanthophylles : fucoxanthine, diadinoxanthine et lutéine) à grand pyrénéoïde ; les réserves sont de chrysolaminarine (polyholoside proche de la laminarine des Algues brunes). La locomotion est assurée par 2 flagelles latéraux et un appendice flagelliforme spiralé médian, l'haptonéma, qui caractérise le groupe.

- Les Dinophytes (Péridiniens, Alvéobiontes proches de Ciliés) : « algues » unicellulaires à thèque *cellulosique* creusée d'un sillon transversal dans lequel s'engage un flagelle antérieur rubané (à 1 série de mastigonèmes de 2 µm) et d'un sillon longitudinal avec un flagelle postérieur simple (à 2 séries de mastigonèmes de 0,5 µm). Le noyau central, volumineux contient des chromosomes enchevêtrés et visibles (dinocaryon). De nombreux plastes *verts, bruns ou jaunes* (Chl a et c, β-carotène, xanthophylles : dinoxanthine, diadinoxanthine et péridinine) entourent le noyau. L'excrétion est assurée par 2 vacuoles non pulsatiles, les pusules.

- Les Bacillariophycées (Diatomées, « algues » de la Lignée brune) représentent 90 % du plancton marin : Algues unicellulaires à coque *siliceuse*, le frustule, constitué de 2 valves ou plaques, la supérieure étant disposée sur l'inférieure à la manière d'un couvercle (la sédimentation des tests dans un bassin peut conduire à des dépôts de diatomite d'une puissance de plusieurs dizaines de

² Tranche des 200 premiers mètres dans laquelle les radiations lumineuses pénètrent assez pour que la photosynthèse soit assurée avec un équipement pigmentaire adapté ; elle concerne toute la surface océanique mais plus spécialement la zone néritique (domaine marin situé à la verticale du plateau continental) du fait d'apport en éléments minéraux en provenance des continents et nécessaires à la production organique.

m). Le frustule des Diatomées centriques est à symétrie *axiale* (cylindre très aplati), celui des Diatomées pennées est à symétrie *bilatérale* (parallélépipède à contour elliptique ou lancéolé). Autour du noyau central se trouvent de nombreux plastes *bruns* (Chl a et c, β -carotène, xanthophylles : fucoxanthine, diadinoxanthine, diatoxanthine) entre lesquels se disposent des gouttelettes lipidiques. Les Diatomées pourraient à elles seules être à l'origine de gisements de pétrole : elles peuvent stocker dans leur cytoplasme des gouttelettes d'huile pouvant représenter jusqu'à 50 % du volume cellulaire.

De découverte récente, le picoplancton est constitué d'organismes de dimensions inférieures à 2 μm qui abondent dans les couches superficielles de l'océan et en particulier dans les zones centrales des océans considérées jusqu'alors comme oligotrophes : Cyanobactéries abondantes à moins de 100 m de profondeur (*Synechococcus*, *Prochlorococcus marinus* de 0,6 μm et certainement l'organisme photosynthétique le plus abondant de la planète, découverte en 1988), Eucaryotes les plus abondants en dessous de 100m de profondeur (*Ostreococcus thauri* de l'étang de Thau, de 0,8 μm et le plus petit eucaryote connu, découvert en 1994).

Le phytoplancton représente seulement 8,2 % de la biomasse mais assure 80,7 % de la productivité de la zone photique (pour l'Atlantique, la productivité en g de C fixé par m^2 et par jour est de : 0,05 g dans la zone tropicale ; 0,25 à 0,5 g dans les zones de courant quelque soit la latitude ; 0,8 à 3,7 g près des côtes de l'Atlantique nord), puis vient le zooplancton (11,8 % de la biomasse et 12 % de la productivité) et les Bactéries 37,6 % de la biomasse et 6,5 % de la productivité). Le necton constitue plus de 42 % de la biomasse mais n'assure que 0,8 % de la productivité. La productivité des océans est toujours en moyenne plus faible que celle des continents mais le phytoplancton et les grandes « algues » marines doivent être envisagés comme de grands producteurs de dioxygène qui diffuse vers l'atmosphère et permet la respiration de tous les organismes aérobies.

Les « algues » planctoniques sont soumises à des *cycles annuels* avec une *biomasse maximale* en *été* (400 à 500 Péridiniens, 5 000 à 60 000 Diatomées par L d'eau dans l'Adriatique) mais une plus grande *biodiversité* en *hiver*. La forte productivité des organismes planctoniques est liée :

- à leur *petite taille* (organismes *unicellulaires* à forte densité de population) ;
- à leur *vaste répartition géographique* car les océans sont, du fait de leur masse et des propriétés physiques de l'eau, des milieux thermiquement tamponnés ;
- à leur *place dans les chaînes alimentaires* (producteurs primaires pour le phytoplancton constitué d'organismes phototrophes ; *consommateurs* d'ordres inférieurs pour les organismes zooplanctoniques constituant les premiers maillons des chaînes alimentaires, donc pas de perte d'énergie sous forme de matière non assimilée ou perdue sous forme de déchets) ;
- à leur caractère *ectotherme* (pas d'énergie perdue pour assurer une thermorégulation) ;
- à leur importante capacité de *prolifération* (multiplication asexuée et reproduction sexuée) liée à un *fort taux de renouvellement des populations* (durée de vie réduite).

Les « algues » planctoniques montrent des adaptations leur permettant de se maintenir en *suspension* dans l'eau en ralentissant la sédimentation due à leur propre poids $P = m \cdot g$:

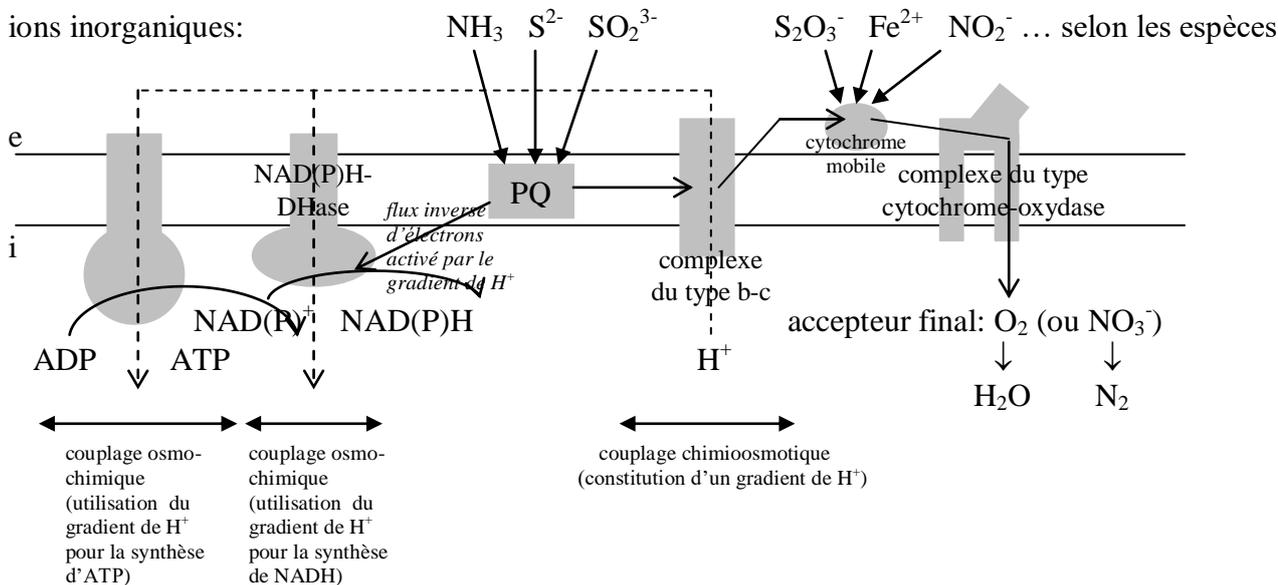
- présence d'organites locomoteurs s'opposant activement à la chute vers le fond ;
- augmentation des forces de frottements sur l'eau : accroissement de la surface cellulaire (Diatomées), développement d'excroissances (appendices filiformes des Diatomées, rhabdolithes des Haptophytes, cornes thécales des Dinophytes), présence d'organites locomoteurs (cils, flagelles) ; ces adaptations sont plus marquées dans les mers chaudes où la viscosité est moindre ;
- allègement des cellules par amincissement du test (Diatomées), inclusions huileuses de densité $< 1,025$ (Diatomées).

1 - 2 - Les chimiolithotrophes

La chimiolithotrophie est possible à chaque fois qu'il y a une interface entre un milieu réducteur et un milieu oxydant mais à la lumière, la photolithotrophie est prédominante (à la lumière, l'environnement est globalement vert à toutes les échelles d'observation, de la forêt à la prairie, de l'océan aux plus petites collections d'eaux). L'oxydation spontanée des composés minéraux réduits n'est pas possible à T ambiante, d'où la nécessité pour ces microorganismes de posséder une enzyme dont le coenzyme abaisse le niveau de la barrière énergétique, permettant ainsi le déclenchement des réactions d'oxydoréduction.

Les Bactéries chimiolithotrophes tirent leur énergie de l'oxydation de composés minéraux, utilisent le CO_2 comme source de C, des composés minéraux variés comme source de pouvoir réducteur, H^+ et d'électrons (substrat à oxyder = *carburant*), des accepteurs d'électrons variés (accepteur à réduire = *comburant*). Le pouvoir réducteur des ions inorganiques étant trop faible pour être utilisé pour la

réduction du CO₂, toutes ces Bactéries possèdent des enzymes membranaires telle que la NADH-déshydrogénase : le flux des électrons cédés par les ions inorganiques provoque le pompage de H⁺ hors de la cellule (création d'une force protomotrice) ; leur retour dans la cellule active à la fois l'ATP-synthase et la NADH-DHase (réduction de NAD⁺ ou NADP⁺ grâce aux électrons issus du flux inverse activé par le gradient de H⁺). L'accepteur final est le plus souvent le O₂ (espèces aérobies) mais aussi les NO₃⁻ dans le cas d'espèces anaérobies (*Thiobacillus denitrificans*, *Pseudomonas*) : on parle de « respiration nitrate » :



La chimiolithotrophie nécessite la résolution de 3 problèmes essentiels :

- La fixation du CO₂ : carboxyler est très coûteux en énergie, d'où le déplacement de la réaction dans le sens de la décarboxylation : $RH + CO_2 \rightarrow R - COOH \Rightarrow$ nécessité de l'ATP et de pouvoir réducteur pour carboxyler les substrats. Chez les Eubactéries, la carboxylation est réalisée par le cycle de Calvin (*idem* photosynthèse) : immunodétection de la Rubis-CO et de la P-ribulose kinase ; le premier produit marqué par ¹⁴CO₂ est un composé en C₃.
- La production de l'ATP : en général, couplage osmochimique avec l'ATP-synthase membranaire comme chez les autres êtres vivants \Rightarrow nécessité d'endomembranes pour abriter le flux d'électrons et le gradient de H⁺ (compartimentation interne chez *Nitrobacter*, replis membranaires chez *Nitrococcus*).
- La production du pouvoir réducteur, NAD(P)H : en général, production en même temps que l'ATP (Bactéries nitratantes) \Rightarrow 2 réactions à prendre en compte :

$$X \text{ réd} + Y \text{ ox} \rightarrow X \text{ ox} + Y \text{ réd} + E \quad (1)$$

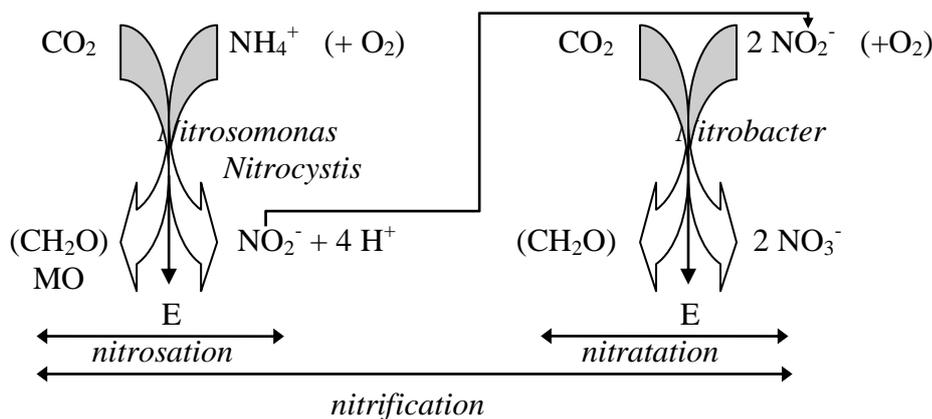
$$X \text{ réd} + NAD(P)^+ \rightarrow X \text{ ox} + NAD(P)H + H^+ \quad (2)$$
 \Rightarrow nécessité oxydant, réducteur et source d'énergie (qui peuvent parfois être confondus).

Une espèce donnée a un large choix de donneurs et d'accepteurs en fonction du milieu où elle vit : *Alcaligenes eutrophus* utilise H₂ comme donneur, et comme accepteur soit O₂ soit des sulfites (elle peut ainsi survivre en conditions anaérobies) ; certaines *Thiobacillus* utilisent comme donneur H₂S, S ou S₂O₃²⁻ (i. e. toute source réduite du S) et comme accepteur O₂ ou NO₃⁻.

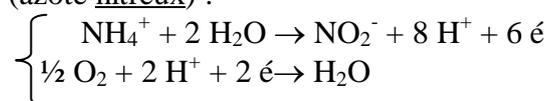
Le rendement de la chimiolithotrophie est faible : 5 à 6% contre 30% dans le cas de la photosynthèse, à cause de nombreuses interconversions exergoniques accompagnées chaque fois de perte de chaleur) \Rightarrow exclusion de la chimiolithotrophie à la lumière !

Les **Bactéries nitrifiantes** utilisent différents composés *azotés* ; elles participent à la minéralisation des protéines qui se réalise par étapes dans le sol : expériences de Schloesing et Müntz (1877) qui font passer de l'eau chargée en N organique dans une colonne de sol et qui constatent la présence de nitrates dans l'eau de percolation récupérée à la base de la colonne (N minéral, NO_3^- , produit de l'oxydation de l'azote organique), ce qui n'est plus le cas quand le sol est stérilisé par la chaleur et les vapeurs de formaldéhyde (formol) mais qui se retrouve quand au sol stérilisé on ajoute un fragment de sol non stérilisé.

La nitrification : $\text{NH}_4^+ \longrightarrow \text{NO}_2^- \longrightarrow \text{NO}_3^-$. Les Bactéries nitrifiantes sont des *aérobies strictes* (le dioxygène leur est indispensable ; elles pratiquent une *phosphorylation oxydative aérobie*) ; il en existe 2 types qui interviennent séquentiellement dans l'utilisation des composés azotés du sol :



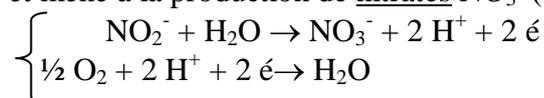
La nitrosation est la 1^{ère} étape de la nitrification ; elle est réalisée par des Bactéries nitreuses (*Nitrosomonas* en milieu aérien, *Nitrocystis* en milieu océanique) et mène à la production de nitrites NO_2^- (azote nitreux) :



bilan :



La nitrataion est la 2^{ème} étape de la nitrification ; elle est réalisée par des Bactéries nitriques (*Nitrobacter*) et mène à la production de nitrates NO_3^- (azote nitrique) :

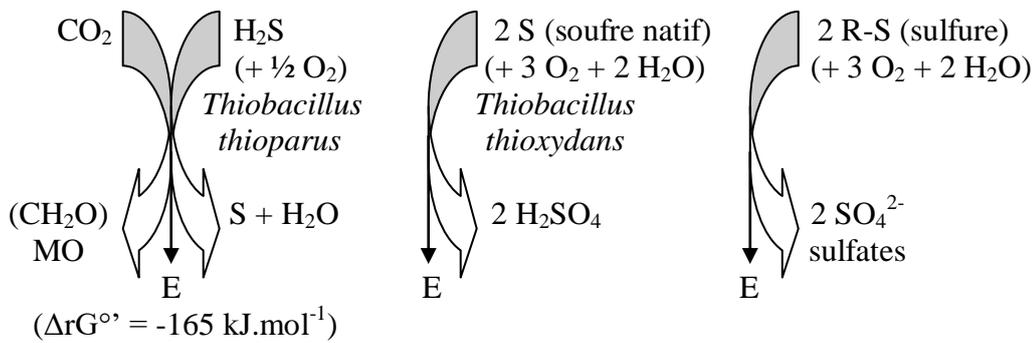


bilan :



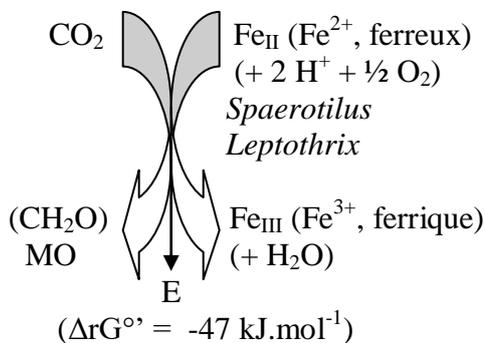
La nitrification nécessite la présence de dioxygène, une température élevée (37°C) et un pH optimal (8,5). Le taux d'azote nitrique dans le sol varie au cours de l'année : de 10-20 mg d'azote par mg de terre à la fin de l'été à 1-2 mg à la fin de l'hiver, les réserves nitriques ayant été lessivées. L'importance écologique de ces cellules est considérable car elles sont les seuls êtres vivants à produire des nitrates et des nitrites directement assimilables par les végétaux, organismes autotrophes points de départ de la plupart des chaînes alimentaires.

Les **Sulfobactéries**, libres ou symbiotiques, utilisent les composés *soufrés* et produisent des *sulfates* (Bactéries sulfo-oxydantes ou sulfobactéries)

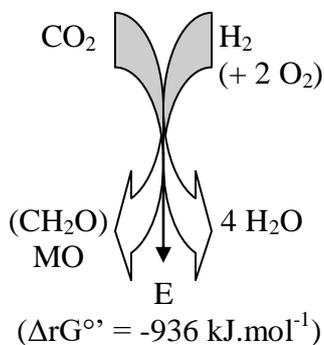


Les **Archéobactéries thermo-acidophiles** peuplent les eaux sulfureuses chaudes : sources hydrothermales continentales N-américaines ou islandaises à 80-90°C et pH < 2 (*Sulfolobus*), résidus de charbon en combustion lente (*Thermoplasma*), sources hydrothermales sous-marines de la dorsale E-Pacifique à 20°C dans une eau à 2°C, fumeurs noirs de la dorsale E-Pacifique à 350°C (*Thiobacillus*)...

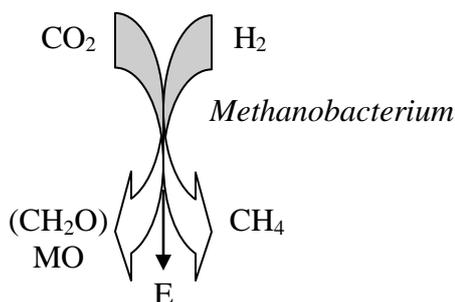
Les **Sidérobactéries** utilisent les composés *ferreux*, Fe_{II} (Fe^{2+}) :

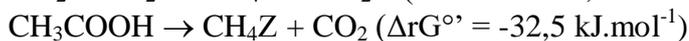


Les **Hydrogenomonas** utilisent le *dihydrogène* atmosphérique :



Les **Archées méthanogènes** vivent dans les eaux stagnantes riches en matière organique en putréfaction (production du gaz des marais), les stations d'épuration, la panse du bétail, les oasis des grands fonds océaniques... Ces cellules (*Methanobacterium*, *Methanogenium*...) utilisent de du H_2 , du CO_2 ou de l'acétate produits par d'autres bactéries anaérobies avec lesquelles elles vivent en association et qui leur fournissent en continue les produits initiaux ; le produit final de leur métabolisme est le méthane, CH_4 :





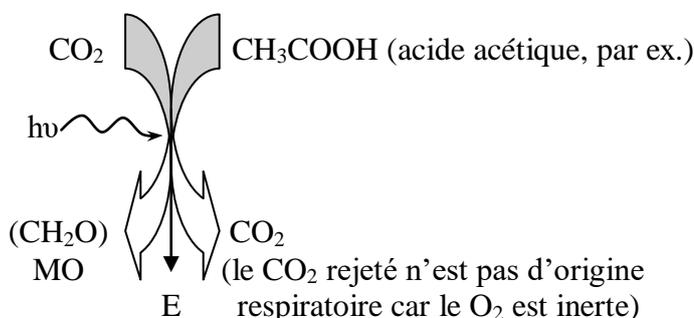
Ces réactions ne produisent que de l'ATP et du pouvoir réducteur, pas de MO car le méthane est libéré sous forme gazeuse! La synthèse de MO nécessite comme source de C une autre molécule de CO₂ transformé en acétate par une voie complexe qui leur est propre et qui fait intervenir 2 coenzymes particuliers.

2 - Les microorganismes hétérotrophes

Les espèces hétérotrophes nécessitent la présence de matière organique préexistante dans leur milieu, soit comme source de H⁺ et d'électrons, soit comme source à la fois d'énergie et de pouvoir réducteur.

2 - 1 - Les photoorganotrophes

Il n'y a pas d'organismes strictement photoorganotrophes ; ce métabolisme est toujours pratiqué de manière transitoire par des organismes d'un autre type trophique lors d'exigences fortes. Les cellules photoorganotrophes utilisent l'énergie rayonnante d'origine solaire comme source d'énergie, le CO₂ comme source de C et un composé organique (alcool, acide...) préexistant comme source de H⁺ et d'électrons :

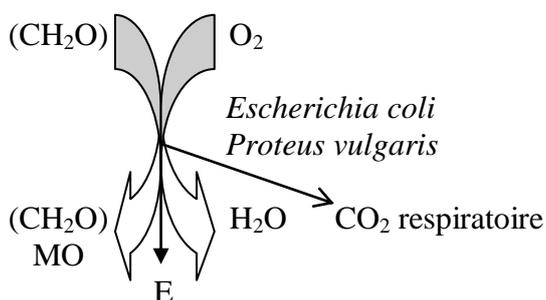


C'est le cas d'une Bactérie pourpre non sulfuraire, *Rhodospseudomonas viridis*, dont le centre réactionnel photosynthétique bactérien (PRC) est membranaire et formé de 3 sous-unités, L, M et H, associées à un cytochrome qui assure l'alimentation en électrons de l'hétérodimère L-M ; la sous-unité H assure le couplage du centre réactionnel avec un réseau de protéines photoréceptrices cytosoliques. Les 10 hélices de l'hétérodimère L-M entourent les transporteurs d'électrons qui leurs sont liés.

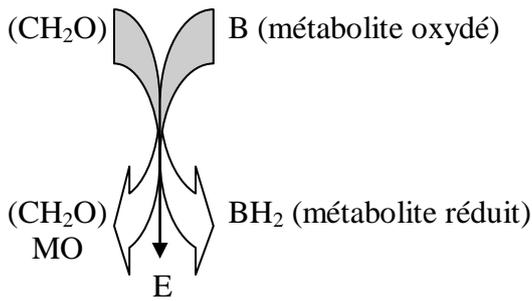
2 - 2 - Les chimioorganotrophes

Les cellules chimioorganotrophes utilisent la matière organique préexistante à la fois comme source d'énergie, de C et de pouvoir réducteur. Les Bactéries de ce type sont les plus nombreuses et diffèrent par leurs rapports avec le dioxygène et par l'origine de la matière organique qu'elles utilisent.

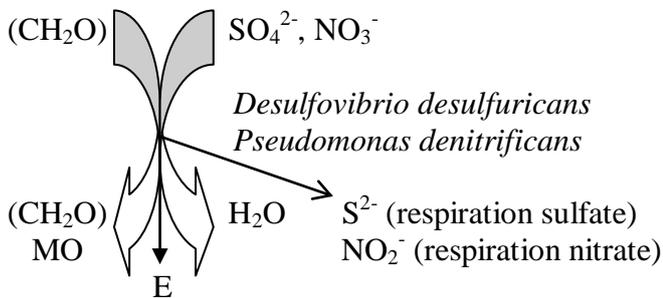
Les Bactéries *aérobies strictes* (*Escherichia coli*, *Proteus vulgaris*...) ont besoin de l'O₂ qui joue le rôle d'accepteur final des H⁺ et des électrons (production d'eau). Elles pratiquent la *respiration aérobie* (*idem* cellules eucaryotiques : glycolyse → décarboxylation oxydative → cycle de Krebs = cycle de l'acide citrique → chaîne de transport des électrons) ; les électrons arrachés aux substrats organiques sont pris en charge par des transporteurs d'électrons (NAD⁺, FAD) qui assurent l'alimentation des pompes à protons :



Les Bactéries *anaérobies strictes* n'ont pas besoin de l'O₂ qui leur est toxique. Elles pratiquent la *fermentation anaérobie* : fermentation alcoolique, lactique, butyrique (*Clostridium*), propionique...



... ou la *respiration anaérobie* (Bactéries sulforéductrices ou dénitrifiantes) qui réalise la phosphorylation oxydative avec un accepteur final des é autre que le O₂ : sulfate, nitrate, hydrogénocarbonate... (on nomme la respiration du nom de l'accepteur final : respiration sulfate, nitrate...). La réduction des composés oxydés est réalisée par NADH qui provient de l'oxydation de MO préexistante (Glc, pyruvate).



Les Bactéries *anaérobies facultatives* pratiquent la respiration quand elles sont placées en aérobiose, la fermentation quand elles sont placées en anaérobiose (*Pseudomonas*).

L'origine de la matière organique utilisée par les chimioorganotrophes est très variée :

- + Les Bactéries *saprophytes* utilisent la matière organique inerte ou morte. Les Bactéries peuplent les débris d'origine végétale ou animale tombés sur le sol (communautés bactériennes de la litière) ou le fond des eaux, les eaux polluées (utilisation de Bactéries comme agents dépolluants, même vis-à-vis des hydrocarbures : *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Mycobacterium*...), les aliments (utilisation des Bactéries comme agents de fabrication d'aliments fermentés : pain, vin, bière, fromages, yaourts...), les produits industriels (papiers, cuirs...), le tube digestif de nombreuses espèces animales (microflore bactérienne du tube digestif de l'Homme : *Escherichia coli*, 10¹⁴ cellules bactériennes dans l'intestin, alors que l'organisme humain est constitué de 10¹³ cellules !).

Les fermentations permettent au microorganismes (Bactéries, Levures, moisissures) de prélever une partie de l'énergie des biomolécules avec un bilan énergétique faible mais dans des conditions anaérobies.

Conclusion

Les types trophiques des microorganismes, et en particulier des Procaryotes, sont beaucoup plus variés que ceux des Eucaryotes qui ne comprennent que des photolithotrophes (« algues, Embryophytes) et des chimioorganotrophes (Champignons, animaux). Malgré la simplicité relative de leur structure, leur équipement enzymatique d'une grande richesse leur permet d'occuper des niches écologiques désertées par les Eucaryotes. Le flux d'énergie qui traverse les êtres vivants nécessite de la part de ces derniers :

- la *collecte* et la *conversion de l'énergie initiale*, prélevée sous une forme dite de haute E, c'est-à-dire utilisable par les êtres vivants et susceptible d'être convertie d'une forme en une autre (captage de l'E rayonnante et photophosphorylations ou interception de l'E chimique et phosphorylations oxydatives) ;

- le *stockage* de l'E initiale lors de la *synthèse de MO* (incorporation du CO₂ et synthèse du Glc, incorporation du N₂ et diazotrophie) ;

- l'*utilisation des réserves d'E* pour la *réalisation des différents travaux cellulaires* (chimique, mécanique, osmotique...) et libération d'une forme d'E sous forme de chaleur, dite de basse E (rendue inutilisable pour les êtres vivants).

De nombreuses Bactéries sont incapables de synthétiser les facteurs de croissance qui leur sont nécessaires ; elles sont dites auxotrophes (quelques Bactéries chlorophylliennes : *Rhodospirillum*, de nombreuses Bactéries chimioorganotrophes). Les Bactéries capables de synthétiser leurs facteurs de croissance sont dites prototrophes.

| <i>type trophique</i> | <i>source d'énergie</i> | <i>source de carbone</i> | <i>source de pouvoir réducteur</i> | <i>déchets métaboliques</i> |
|-----------------------------|-------------------------|--------------------------|---|--|
| Photo-lithotrophes | lumière | CO ₂ | Composés minéraux réduits : H ₂ S, H ₂ ... (Eubactéries photosynthétiques vertes et pourpres sulfuraires ou non, Archéobactéries halophiles non sulfuraires) H ₂ O (Cyanobactéries, Eucaryotes photosynthétiques) | SO ₄ ²⁻ , H ₂ O... (Eubactéries photosynthétiques vertes et pourpres sulfuraires ou non, Archéobactéries halophiles non sulfuraires) O ₂ (Cyanobactéries, Eucaryotes photosynthétiques) |
| Photo-organotrophes | lumière | CO ₂ | MO (alcool, acide...) | CO ₂ d'origine non respiratoire |
| Chimio-lithotrophes | oxydation | CO ₂ | composés minéraux réduits : NH ₄ ⁺ , NO ₂ ⁻ (Bactéries nitrifiantes) H ₂ S, S, RS (Sulfobactéries) RS (Archéobactéries thermo-acidophiles) Fe _{III} (Sidérobactéries) H ₂ (<i>Hydrogenomonas</i> , Archéobactéries méthanogènes) | NO ₂ ⁻ , NO ₃ ⁻ (Bactéries nitrifiantes) S + H ₂ O, H ₂ SO ₄ , SO ₄ ²⁻ (Sulfobactéries) SO ₄ ²⁻ (Archéobactéries thermo-acidophiles) Fe _{III} (Sidérobactéries) H ₂ O (<i>Hydrogenomonas</i>) CH ₄ (Archéobactéries méthanogènes) |
| Chimio-organotrophes | oxydation | MO | MO (Procaryotes et Eucaryotes saprophytes, parasites symbiotiques et prédateurs) | CO ₂ (respiration aérobie) NO ₃ ⁻ (respiration nitrate, anaérobie) |

Le carbone et l'azote sont des éléments fondamentaux des êtres vivants : le C est l'élément de référence de la matière organique (glucides, lipides, protides, acides nucléiques, vitamines) ; le C atmosphérique est réduit par les autotrophes pour le C, puis incorporé dans les biomolécules (photosynthèse). L'azote est l'élément spécifique des protides, des acides nucléiques et de certaines vitamines ; l'azote est prélevé par les autotrophes sous forme de NO₃⁻ (ou de NO₂⁻ ou de NH₄⁺ selon les espèces) puis incorporé dans les biomolécules.

L'exploitation des autotrophes par les hétérotrophes à des fins trophiques permet le transfert du C et de l'N - sous-jacent à celui des biomolécules - d'un niveau à l'autre des chaînes trophiques. Le C et l'azote retournent à l'état minéral durant toute la vie des êtres vivants (CO₂ respiratoire, excréments, fèces...) et à leur mort (apport de MOF aux microorganismes du sol qui vont la minéraliser). La présence de ces éléments alternativement sous forme minérale et sous forme organique permet de définir des *cycles biogéochimiques* dans la réalisation desquels les êtres vivants ont un rôle moteur, en particulier pour ce qui concerne l'azote dont seuls les chimio-lithotrophes permettent de boucler le cycle (la chimiosynthèse, accessoire dans le cycle du C, est un maillon indispensable dans le cycle de l'azote).