



Les milieux extrêmes:

hostiles à la vie ?



# Groupes phylogénétiques adaptés aux conditions extrêmes

Archées : records d'extrémophilie  
(les plus performantes)

⇒ Lignées phylogénétiques spécifiques particulièrement adaptées à un type de conditions limites pour la vie et à un type d'environnement très restreint

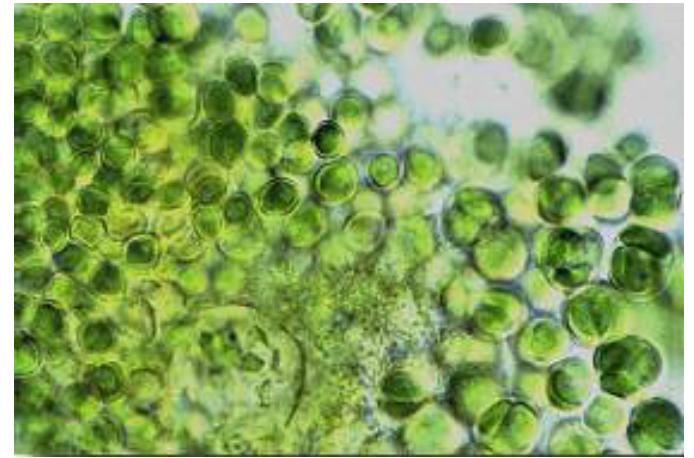
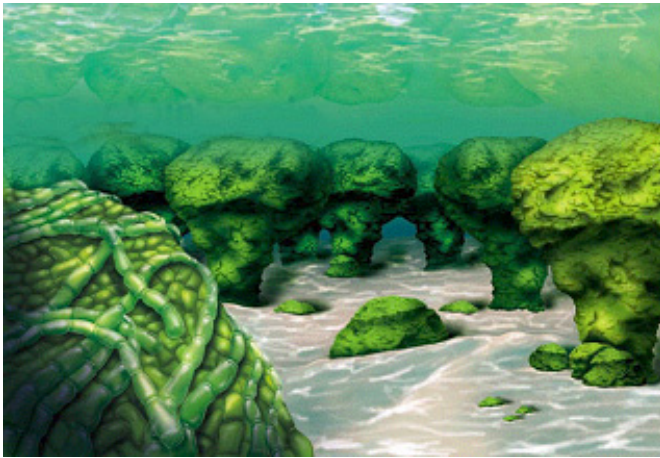
*hyperthermophiles : plusieurs lignées d'archées, nombre très réduit de bactéries*

⇒ Lignées très diverses adaptées à une même condition sans corrélation phylogénétique

*psychrophiles et barophiles : 3 domaines du Vivant*

⇒ Groupes d'organismes d'une même famille phylogénétique qui sans posséder de record ont su s'adapter à des conditions extrêmes ou moyennement extrêmes

- **cyanobactéries** : groupe de bactéries photosynthétiques présent de l'Antarctique aux sources hydrothermales le plus adapté à l'extrême

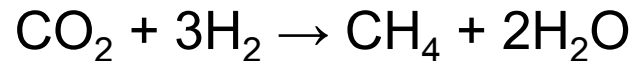


- **champignons** : eucaryotes les plus versatiles qui seuls ou en symbiose avec des algues ou des cyanobactéries formants des lichens ont colonisé le plus grand nombre d'environnements extrêmes et présentent tous les caractères

- **archées méthanogènes** : archées les plus versatiles

# Les bactéries méthanogènes

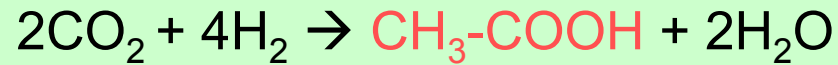
- Appartiennent exclusivement au domaine des *Archaea*
- Mésophiles ou thermophiles modérés
- Dans environnements anoxiques, salés
- Production autotrophe de méthane (CH<sub>4</sub>) notamment à partir du CO<sub>2</sub> et de l'H<sub>2</sub>



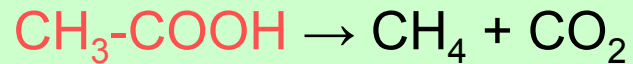
- Acétate = précurseur essentiel de la méthanogenèse dans le cas des méthanogènes acétoclastiques :
- Implication des acétogènes autotrophes (homoacétogènes) dans la production primaire

# Consortia de subsurface

## Homoacétogénèse

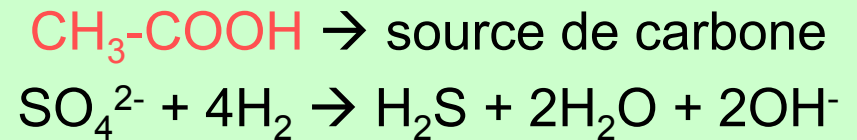


## Méthanogénèse acétoclastique



## Sulfatoréduction

(ou réduction du  $\text{Fe}^{3+}$ )



# Cycle proposé pour le carbone et l'hydrogène dans la biosphère profonde (en condition anoxique)

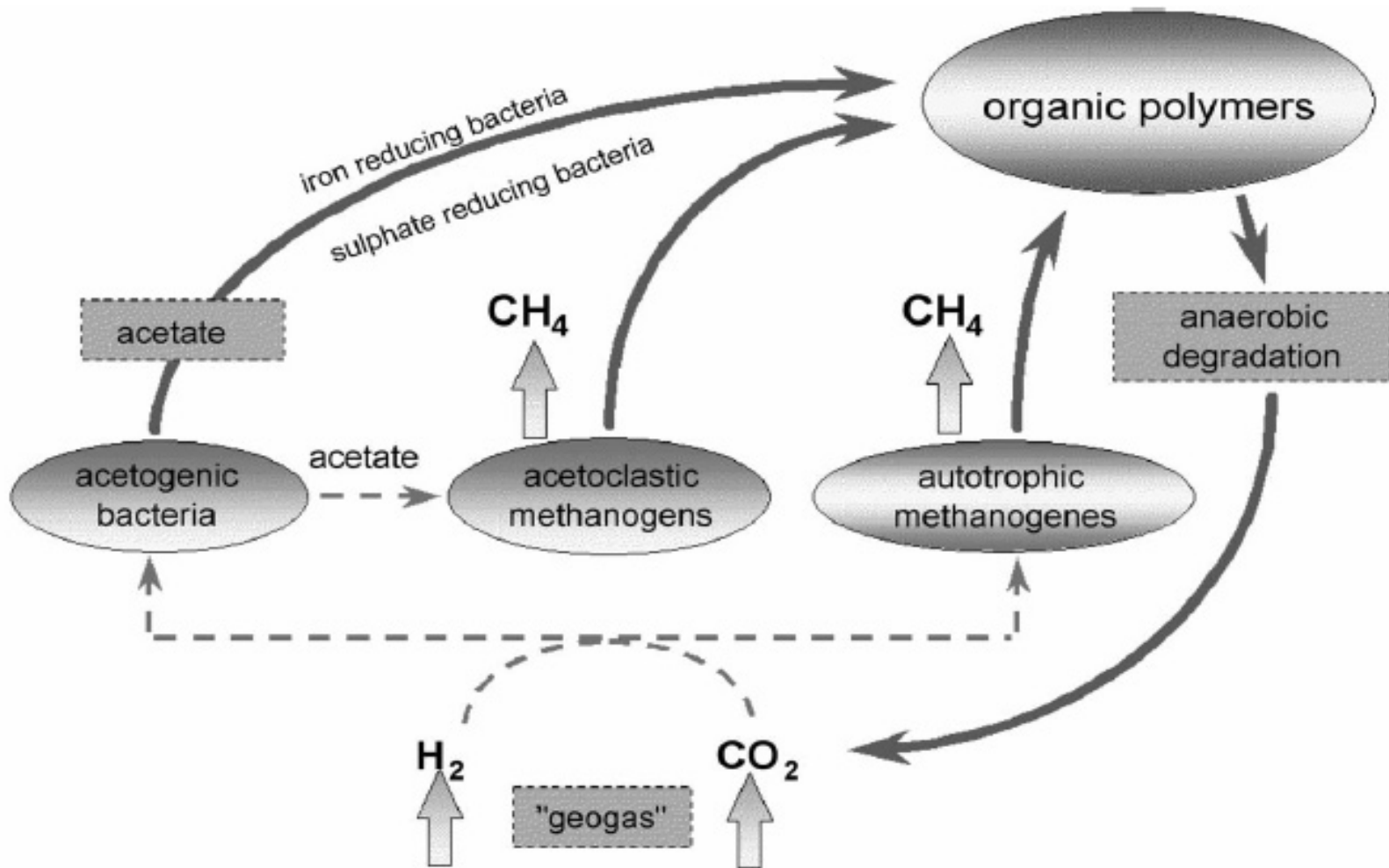
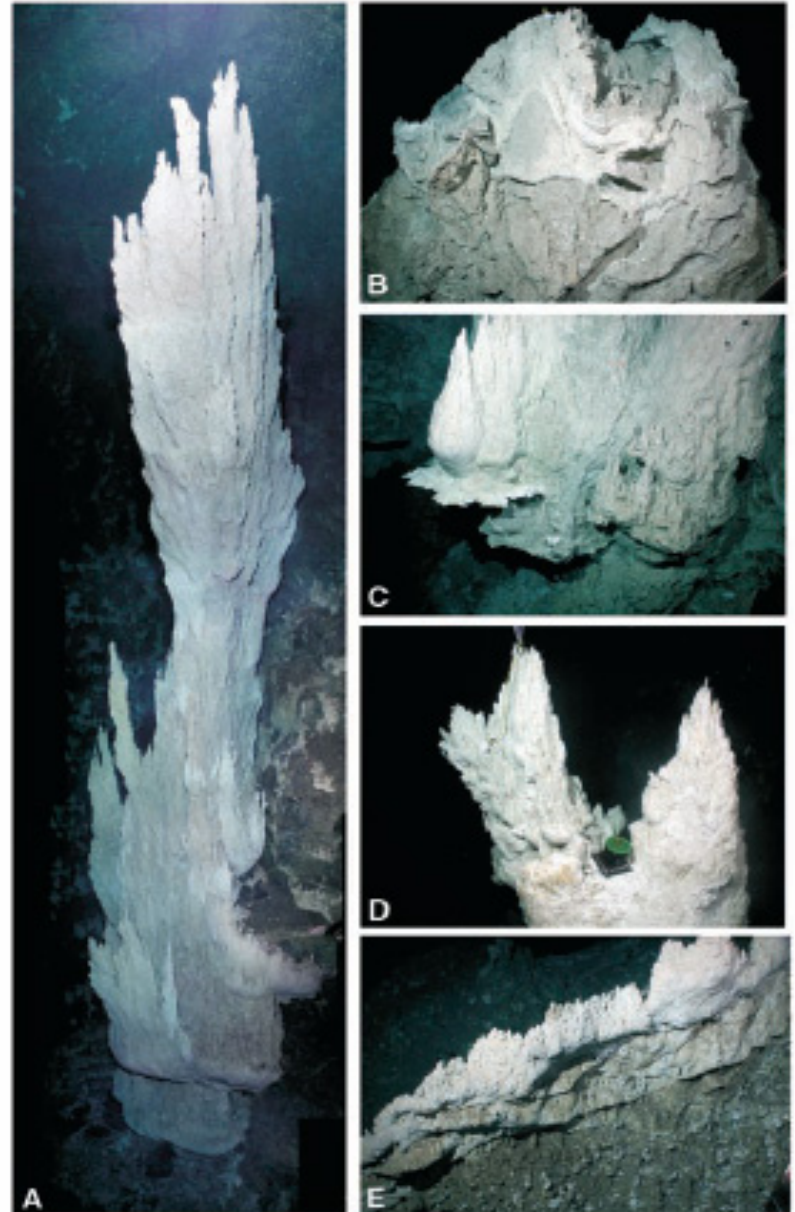
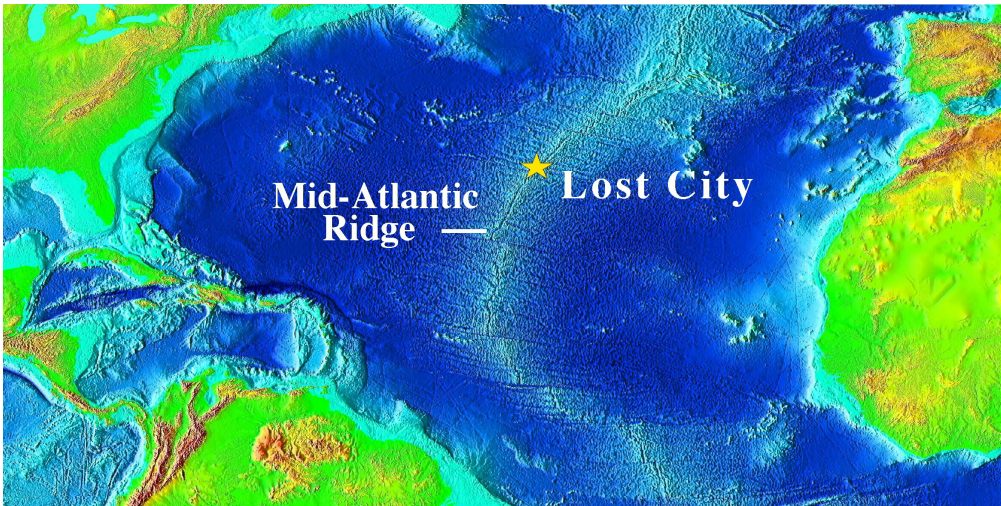
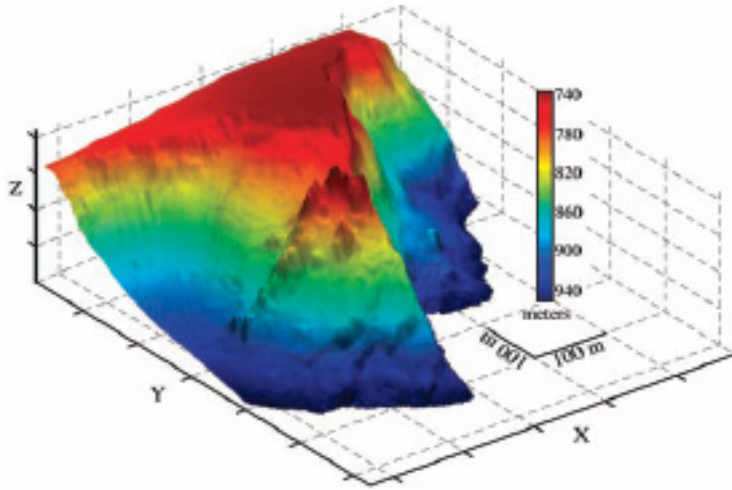


Fig. 2. Scheme of subterranean microbial anaerobic community based on energy of hydrogen (from Pedersen, 1997).

# Rôle clé de l'hydrogène moléculaire

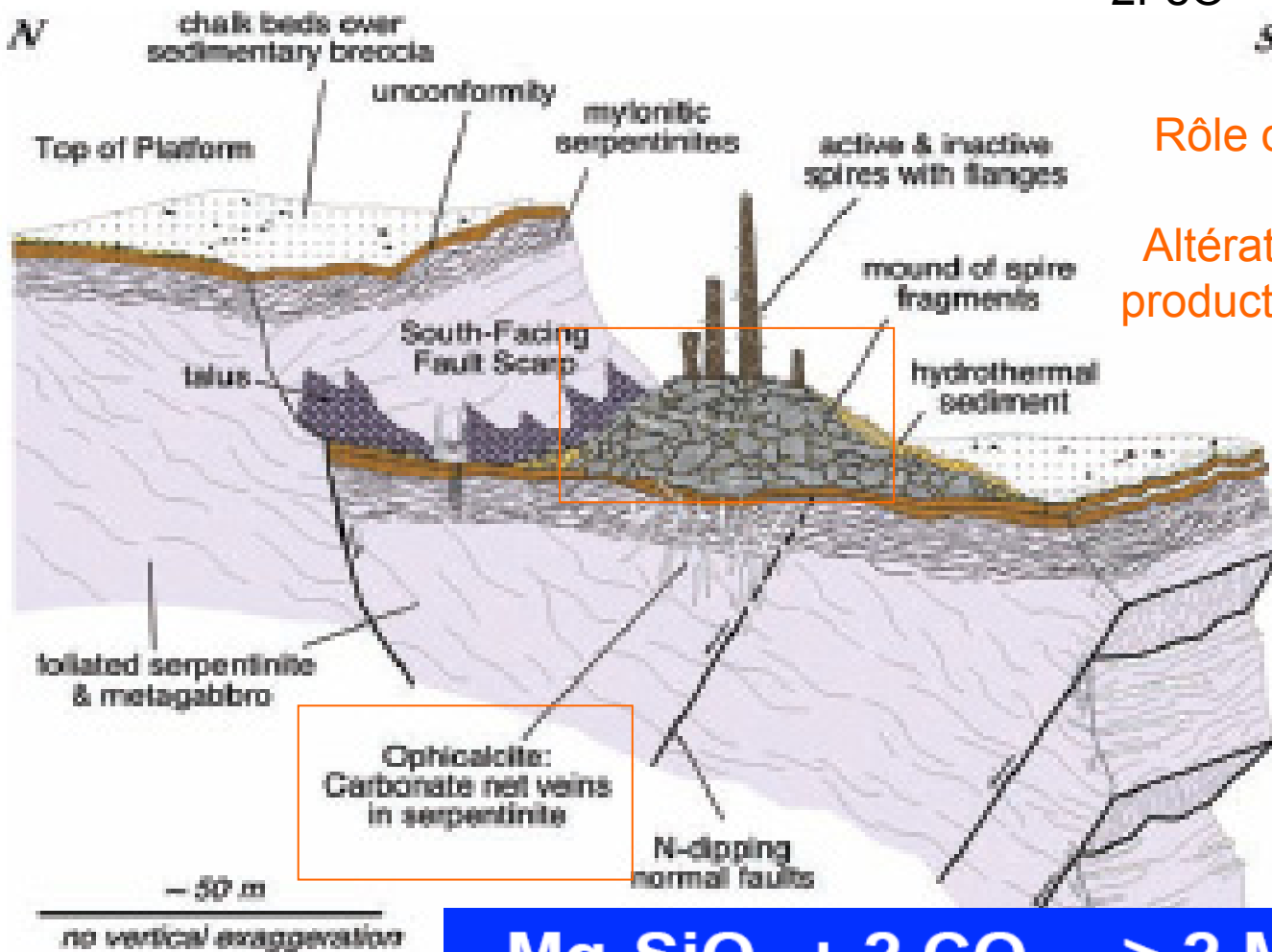
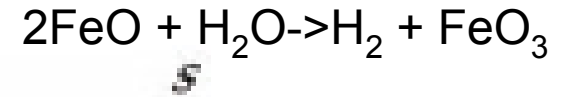
- Omniprésent dans la nature
- Capacité à libérer des protons et des électrons
- Source d'énergie importante pour les bactéries
- Permet la réduction des nitrates, sulfates, métaux (Fe, Mn, ...), et du  $\text{CO}_2$
- Peut être produit de manière abiotique dans les environnements souterrains par:
  - Réaction entre les gaz dissous dans le système C-H-O-S des magmas
  - Décomposition du  $\text{CH}_4$  en graphite et  $\text{H}_2$  à des températures supérieures à  $600^\circ\text{C}$
  - Réaction entre  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  et  $\text{CH}_4$  à des températures élevées
  - Radiolyse de l'eau
  - catalyse des silicates en présence d'eau (pH légèrement acide)
  - Hydrolyse des minéraux ferreux présents dans les roches basiques et ultrabasiques (serpentinisation)
- $\text{H}_2$  peut ainsi diffuser dans la lithosphère pour alimenter des écosystèmes anaérobies

# Le site hydrothermal de Lost City





# Le site hydrothermal de Lost City



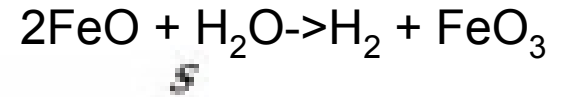
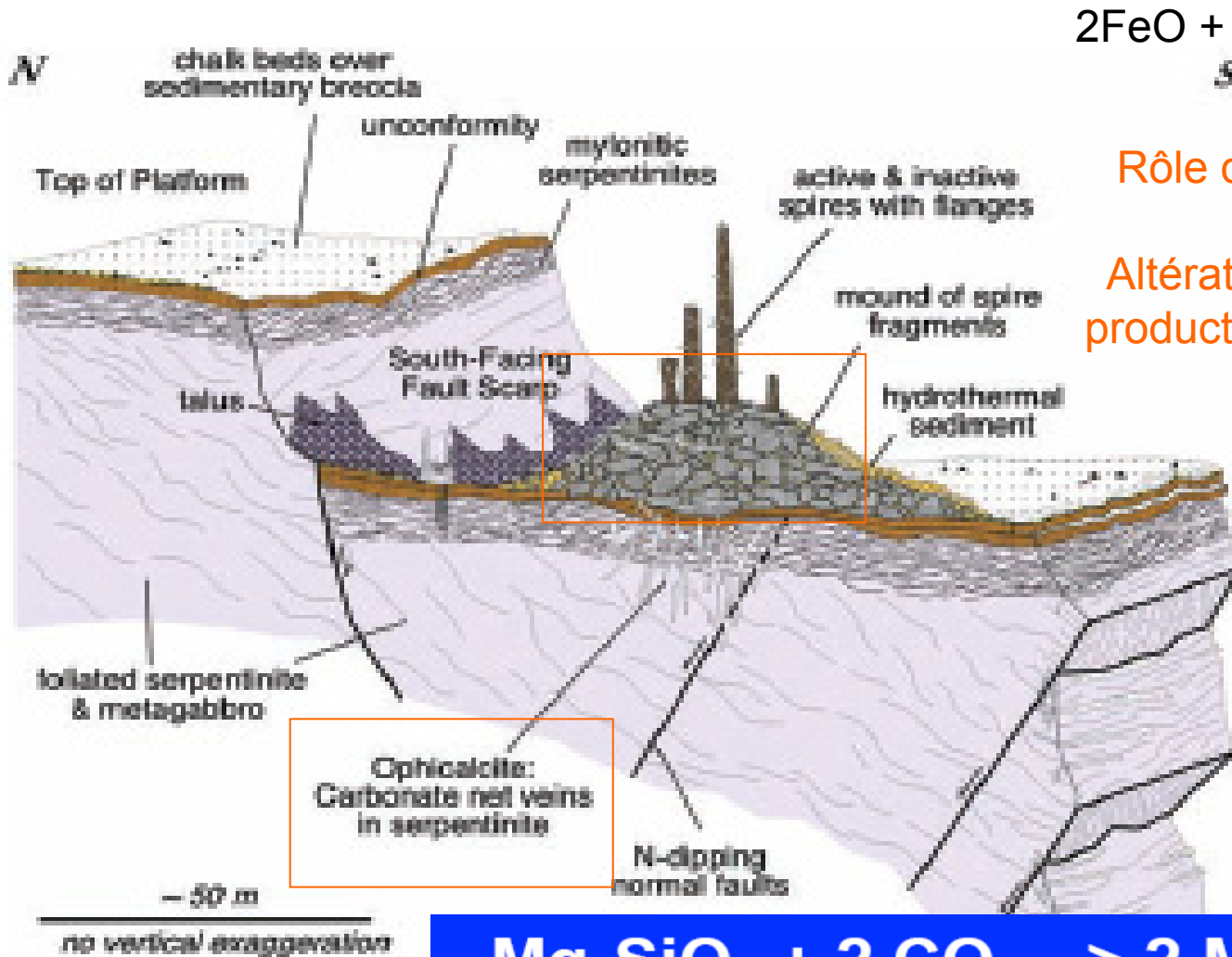
Rôle de la microbiologie  
vs  
Altération des silicates ->  
production de carbonates ?



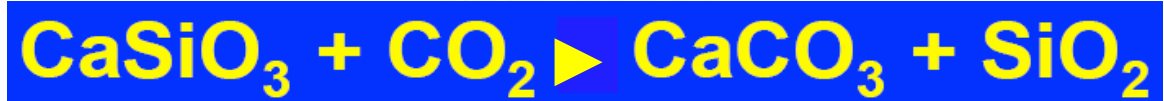
# Rôle clé de l'hydrogène moléculaire

- Selon les accepteurs d'électrons disponibles sous forme inorganiques dans le système on peut avoir :
  - Méthanogenèse
  - Acétogenèse
  - Sulfato réduction
- Les bactéries autotrophes capables de réaliser la réaction  $\text{H}_2 + \text{CO}_2$  peuvent fonctionner comme producteur primaire de la matière organique

# Le site hydrothermal de Lost City



Rôle de la microbiologie  
vs  
Altération des silicates -> production de carbonates ?



# Communauté microbiennes souterraines profondes

## En résumé :

- Métabolisme anaérobie strict
- Environnement réducteur
- Densité microbienne faible
- Taux métaboliques bas (faible quantité de nutriments)
- Très stables
- Protégées des irradiations
- Processus sont lents et limités par la diffusion.
- Facteurs limitants de la vie microbienne : caractéristiques physico-chimiques de l'habitat (température, pression, pH, porosité, ...), présence d'H<sub>2</sub>O, disponibilité de nutriments (source de C et d'énergie)

# En résumé :

- Capacité microbienne d'utiliser toutes formes d'énergie thermodynamiquement disponibles dans l'environnement
- Grande variété de fonctions biochimiques et métaboliques (métabolismes dominants : méthanogenèse, acétogenèse, sulfatoréduction)
- Production continue de  $H_2$ ,  $CH_4$ ,  $CO_2$  = sources de carbone et d'énergie
- Rôle primordial de l'hydrogène  
(95 % d'archées méthanogènes utilisant  $H_2$  et  $CO_2$  pour produire  $CH_4$ )
- Sources de carbone
  - ⇒ Carbone organique de surface drainé par les eaux de recharge souterraines
  - ⇒ Matière organiques des roches sédimentaires
  - ⇒ Gaz en provenance du manteau ( $CO_2$ ,  $CH_4$ , ..)
  - ⇒ ...
- Les microorganismes intraterrestres ne peuvent pas être plus actifs que ce que permet la quantité d'énergie biodisponible

études de la diversité et de l'abondance des populations microbiennes intraterrestres mais peu d'éléments sur les types d'activité et états métaboliques (espèces actives métaboliquement ou dormantes ?)

# Formes de résistance et longévité

Majorité des organismes : **phase de latence** permettant la survie en attendant des conditions de nouveau favorables à leur développement

Différents états d'abiosis :

- Le **repos** : pas de reproduction
- La **dormance** : absence de métabolisme
- La **momification** : transformations déjà irréversibles
- La **mort**

Progression (de l'activité métabolique normale à la mort cellulaire) accompagnée de changements au niveau de la structure interne de la cellule



Survie plus ou moins longue

# Effets de carence et de stress

- développement de systèmes de régulation pour contrôler cette période de carence par **adaptation du métabolisme** (maximum d'économie)
  - ✓ Dégradation de l'ARN cellulaire total
  - ✓ Dégradation des protéines
  - ✓ Mise en œuvre de systèmes de transport et d'assimilation comme substituts aux éléments manquants
  - ✓ Synthèse de protéines de stress qui protègent la bactérie de la privation de nutriments et d'autres stress
- différenciation vers une forme de résistance métaboliquement inactive (**sporulation**)



# La sporulation

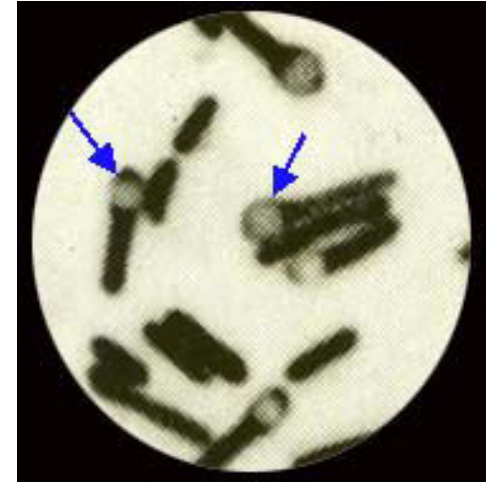
Spore = structure de résistance

- n'échange plus avec le milieu extérieur
- ne se nourrit plus
- stoppe toute activité

Résiste à :

- une pénurie de nourriture
- une élévation importante du pH, de la température
- une dessiccation
- aux désinfectants
- ...

Permet sa protection, sa survie durable et sa dissémination

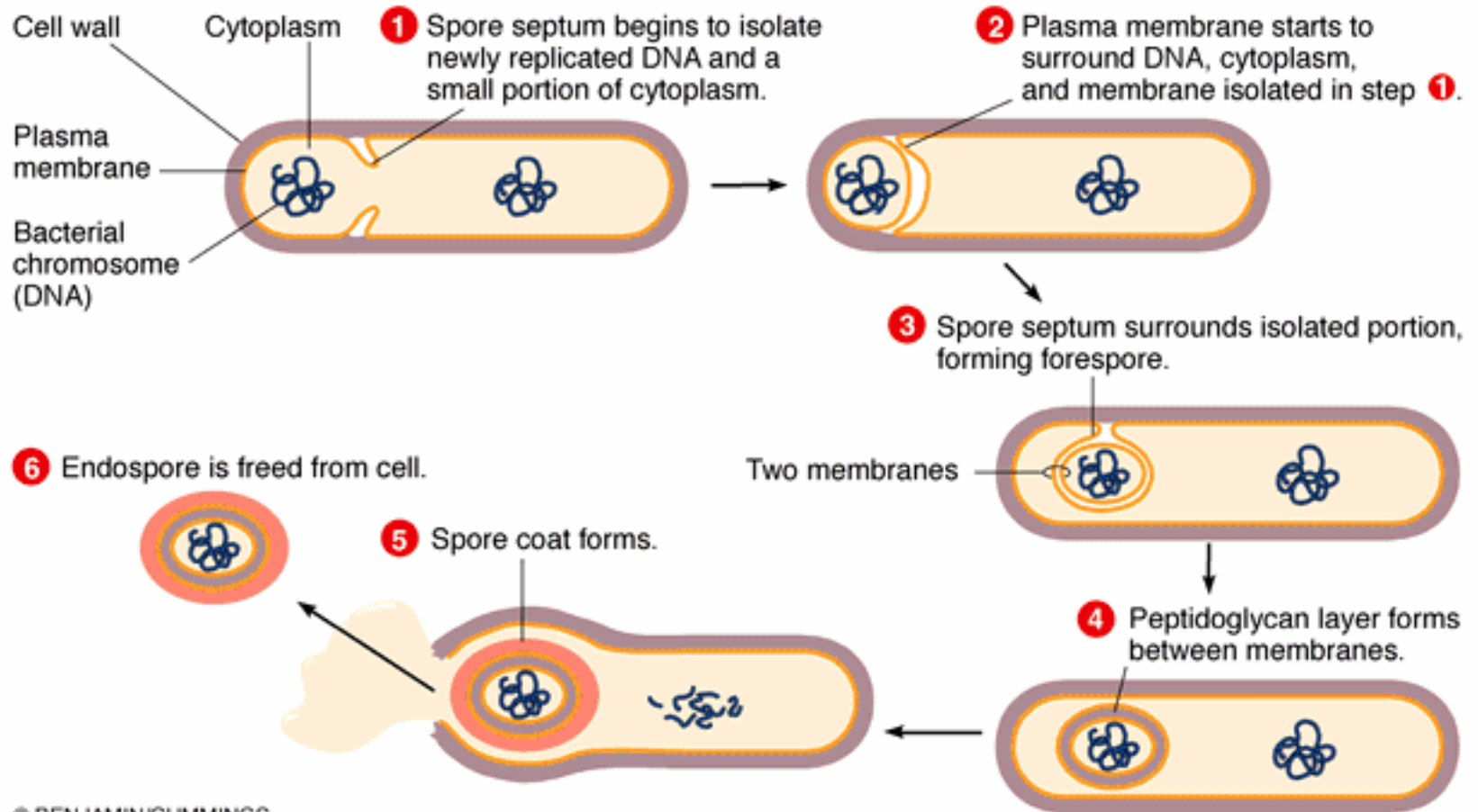


exposition des spores de *Bacillus subtilis* en domaine interplanétaire



# Processus de formation des spores

(a) Sporulation, the process of endospore formation



# Longévité

Halophiles = records de longévité

Formes de conservation les plus efficaces :

- **cryopréservation** :

⇒ laboratoire : souches bactériennes congelées à  $-80^{\circ}\text{C}$  (avec glycerol pour éviter les dommages lors de la décongélation) ou dans azote liquide

⇒ permafrost : conservation des organismes jusqu'à plusieurs dizaines de milliers d'années

- **dessiccation**

⇒ cristaux de sels des mines terrestres ou roches évaporitiques (inclusions fluides)

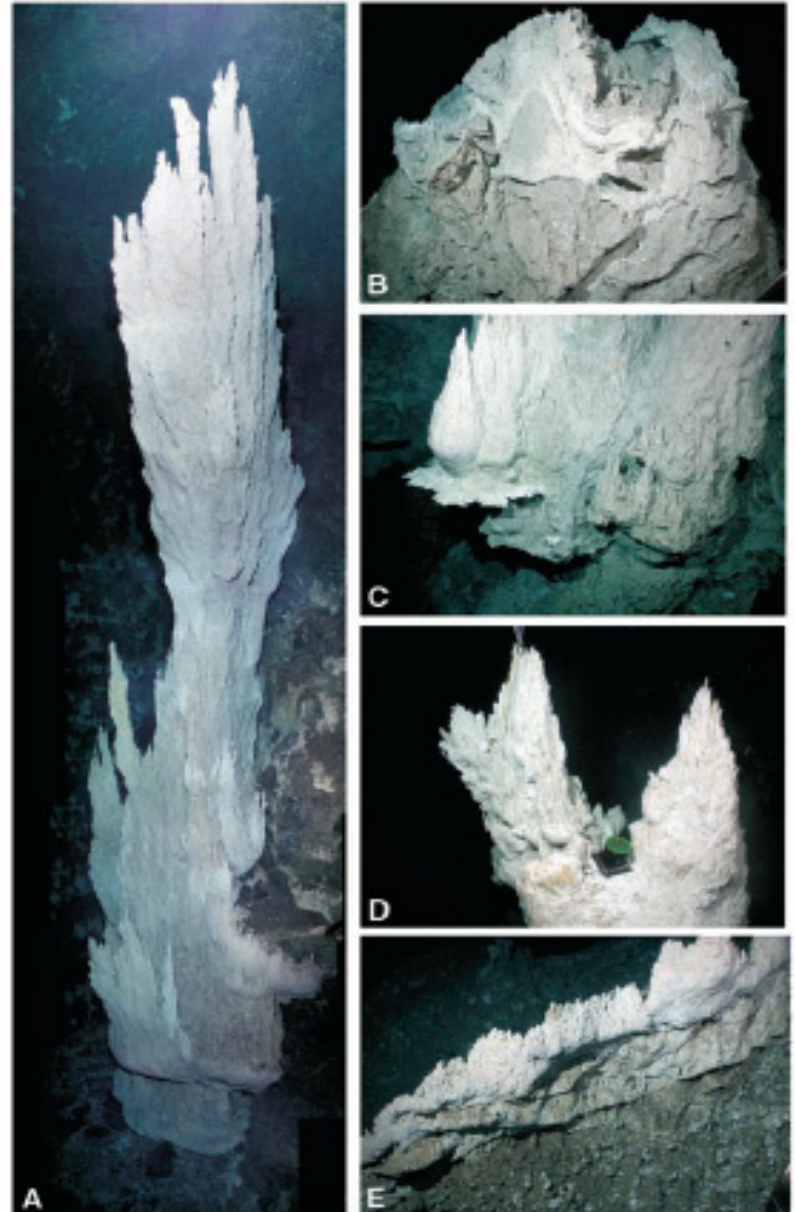
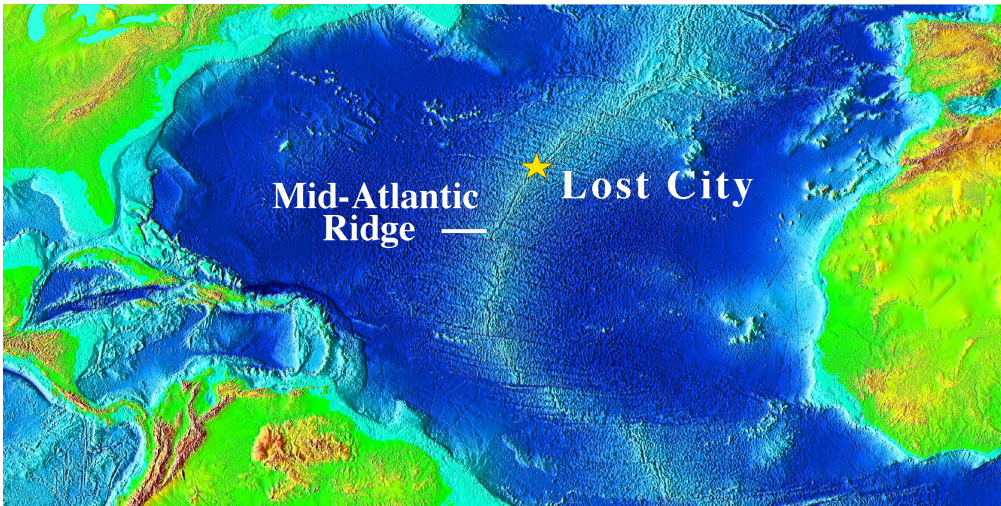
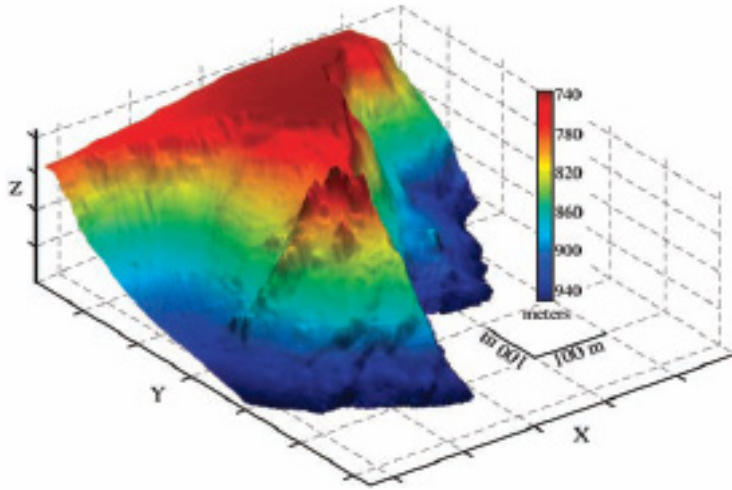
⇒ commerce : souches conservées lyophilisées

*Fish et al. , Nature 2002  
Fragments d'ARNr 16S dans des  
evaporites anciennes (11-425 Ma)*





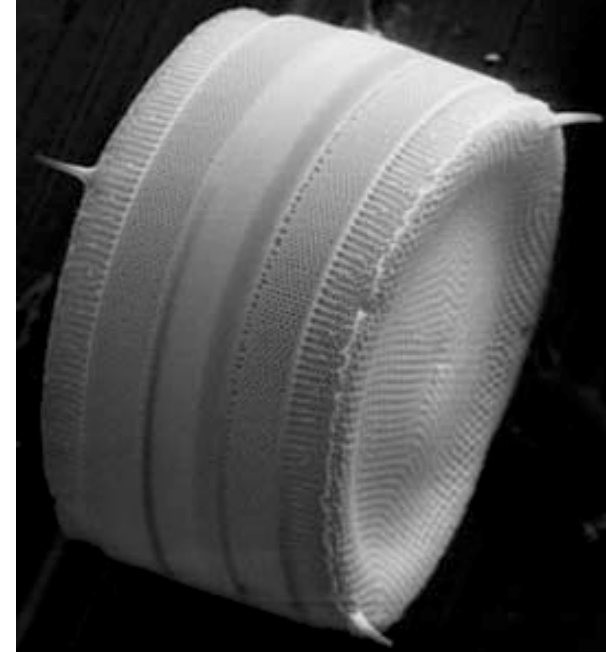
# Le site hydrothermal de Lost City



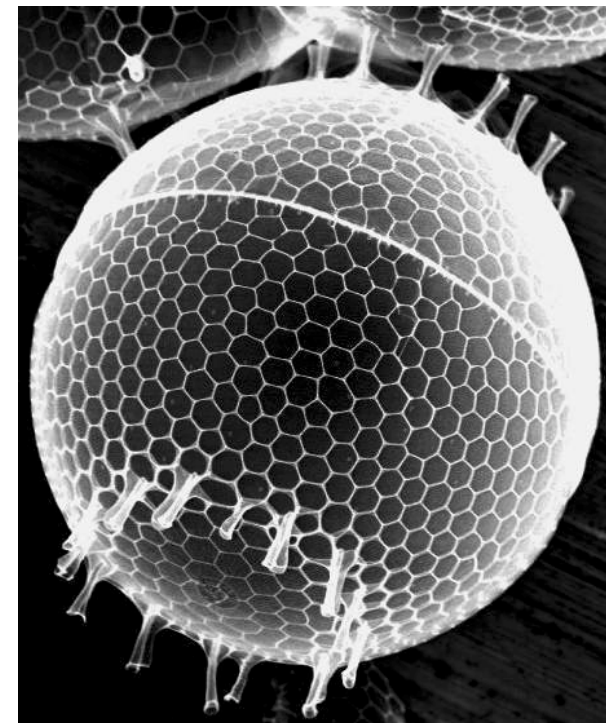
Les microorganismes présentent des métabolismes très variés qui leur permettent d'interagir chimiquement avec de nombreux minéraux, de les altérer ou de les synthétiser

# Biominéralisation

- Mobilisation d'ions pour le métabolisme (uptake/release)
- Centre de nucléation
- Contrôle de la croissance cristalline par une matrice (e.g. protéine, glycoprotéine)
  - *Diatomées: (algue unicellulaire dont les parois sont constituées de silice amorphe (utilise une membrane organique))*



Diatoms



**INDUIT**

Recombinaison de produits  
du métabolisme

**PASSIF**

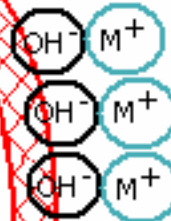
Métal chélaté ← Métal + Acide organique  
(Biochélation)

MHPO<sub>4</sub> ← M<sup>2+</sup> + HPO<sub>4</sub><sup>2-</sup>

MS ← M<sup>2+</sup> + H<sub>2</sub>S

Bactérie

Biosorption



Biooxydation



Bioréduction

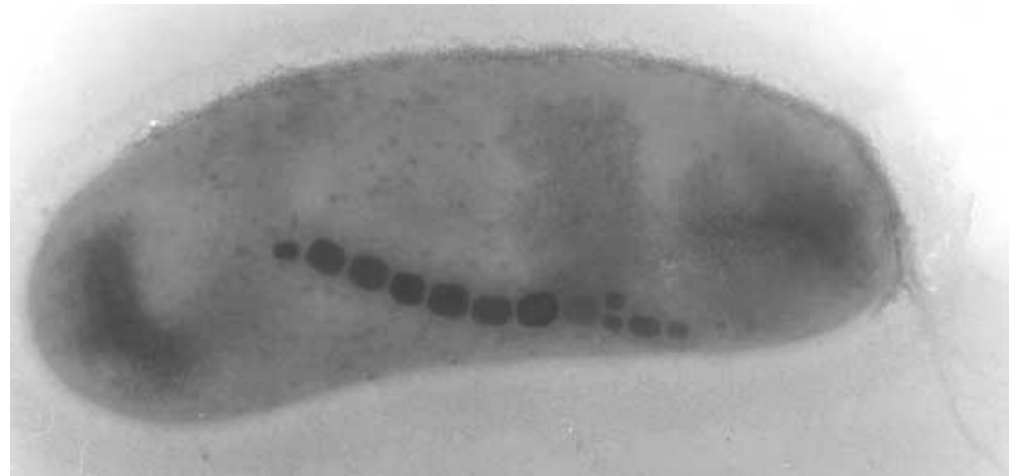
Transformations catalysées par  
des enzymes

**ACTIF**



# Minéralisation Contrôlée Biologiquement (BCM)

- Minéraux formés et déposés dans des matrices organiques ou des vésicules à l'intérieur de la cellule
- L'organisme exerce un contrôle significatif sur la nucléation, la composition, la taille et la localisation des biominéraux (contrôle métabolique et génétique)
- Biominéraux ont une cristallographie bien contrainte et ordonnée avec de très petites distributions de tailles
- Biominéraux ont une fonctionnalité (squelette, coquille, ...)
- Pas sensible aux conditions environnementales extérieures
- Bactéries magnétotactiques, ...



# Minéralisation Induite Biologiquement (BIM)

- Nucléation et croissance minérale généralement extracellulaire qui résulte de l'activité métabolique des organismes et des réactions chimiques subséquentes mettant en jeu les produits du métabolisme
- Faible cristallinité et grande taille des biominéraux, faible spécificité des morphologies cristallines, inclusions d'impuretés
- Non distinguables de la minéralisation inorganique sous des conditions environnementales équivalentes
- Les minéraux se forment souvent à partir des solutions environnantes après diffusion des espèces hors de la cellule mais les surfaces bactériennes ou les polymères sécrétés (biofilms, spores, ...) sont des sites d'adsorption des ions, de nucléation et de croissance des biominéraux
- Bioremédiation, dépollution, impact géologiques (formation des BIF, ...), biomarqueurs

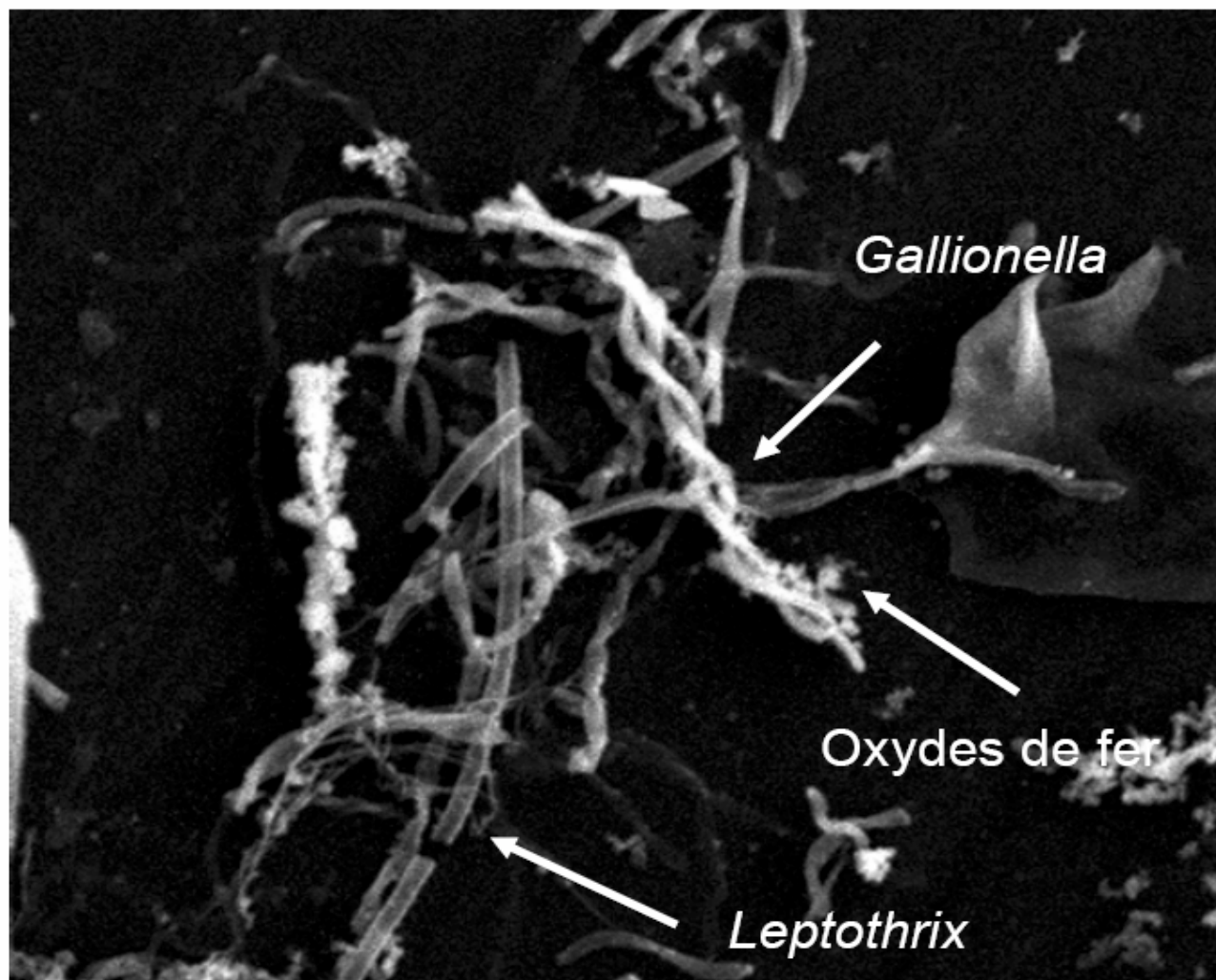


# Minéraux biogéniques

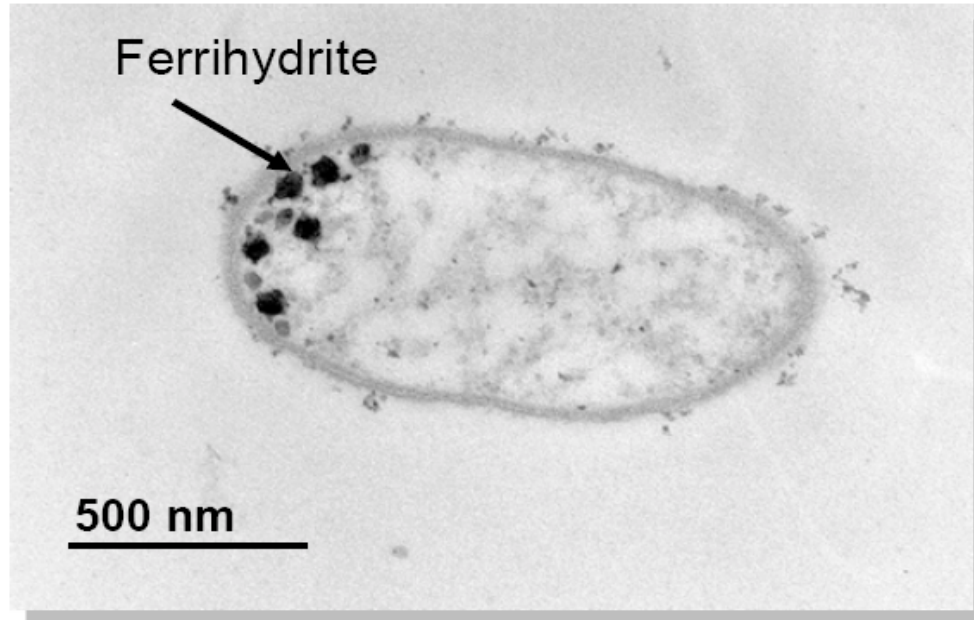
- Minéraux se formant à proximité ou sur la paroi cellulaire des **bactéries** et sur les exopolymères extracellulaires des bactéries
- Parfois des minéraux internes
- Petite taille: nm au  $\mu\text{m}$
- Faible cristallinité
- Oxydes, sulfures, carbonates, silicates, etc.



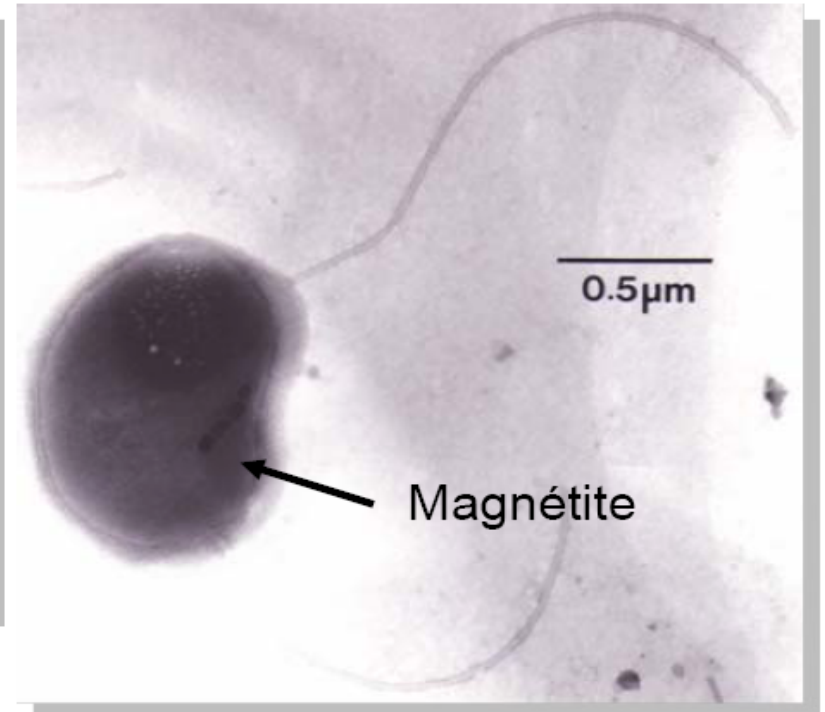
# Minéraux biogéniques externes



# Minéraux biogéniques internes



Bactérie ferro-réductrice  
(Photo: S. Glasauer)



Bactérie magnétotactique  
(Photo: D. Bazylinski)



# Les interactions métaux-bactéries

- Processus *passifs*:
  - Sorption de métaux ou autres composés sur les sites réactifs de la paroi cellulaire des bactéries (reliés au type de groupements fonctionnels sur la paroi)
- Processus *actifs*:
  - Production ou consommation de produits (métabolisme/physiologie) engendre la précipitation de minéraux
- **Les processus actifs et passifs se produisent souvent de façon simultanée**

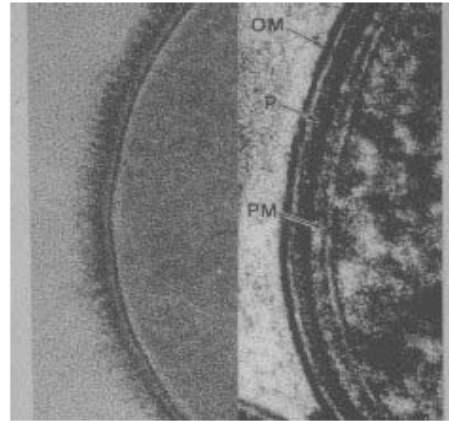


# Processus passifs

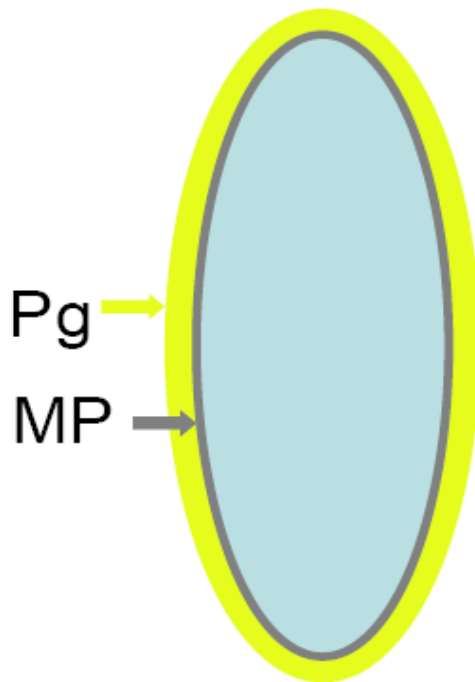
- Les bactéries possèdent une surface très réactive car elles possèdent des groupements fonctionnels actifs sur la paroi cellulaire
- A pH neutre, les bactéries ont une charge nette négative
- Les composants de la paroi cellulaire : le **peptidoglycane** (Gram +) et la **membrane extérieure** (Gram-) sont riches en groupements R-COOH, R-OH, R-PO<sub>4</sub> et amines



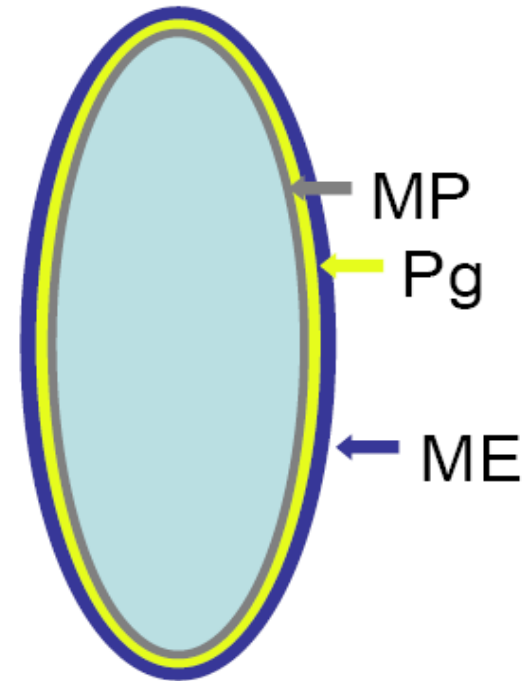
Pg: peptidoglycane  
ME : membrane extérieure  
(capsule)  
MP: membrane plasmique



Gram-positive



Gram-négative





# Bactéries Gram-positives

## La couche de peptidoglycane (Pg):

- Responsable de la rigidité de la cellule, le tout est similaire à une épine dorsale
- Molécule géante: chaîne de polymères linéaires: 3 types de sous unités: l'acétyl glucosamine (AGA), l'acide acétyl muramique (AAM) et un peptide (avec un site COOH exposé).
- Il existe aussi des acides teichoïques et techuroniques dans le Pg: ces composés sont riches en groupements phosphates
- Épaisseur du Pg: 20-30 nm



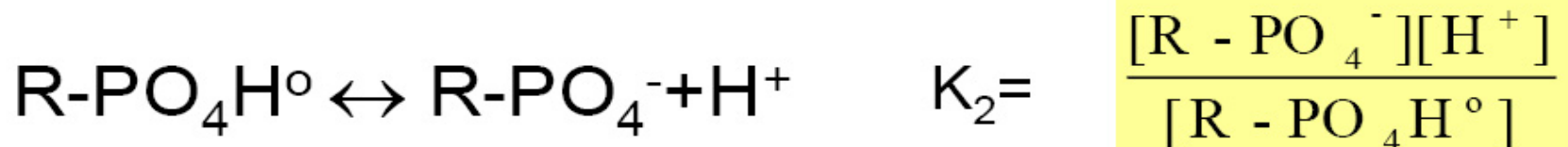
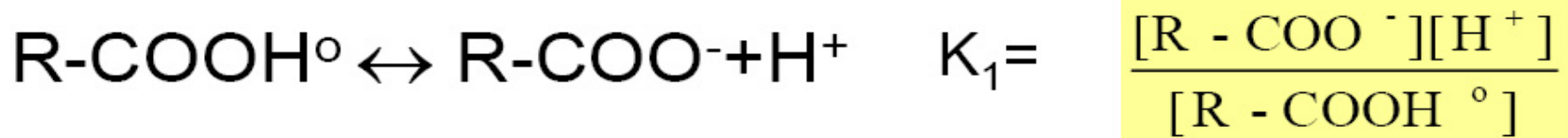
# Bactéries Gram-négatives

- Couche mince de peptidoglycane, mais celle-ci est dépourvue d'acides teichoïques et techuroniques
- La couche mince de Pg est prise en « sandwich » entre deux couches de lipides-protéines et elle est recouverte par la **membrane extérieure (ME)**



# Réactivité de la paroi

- Les groupements fonctionnels présents sur la paroi peuvent gagner ou perdre des protons, tout comme un acide ou une base



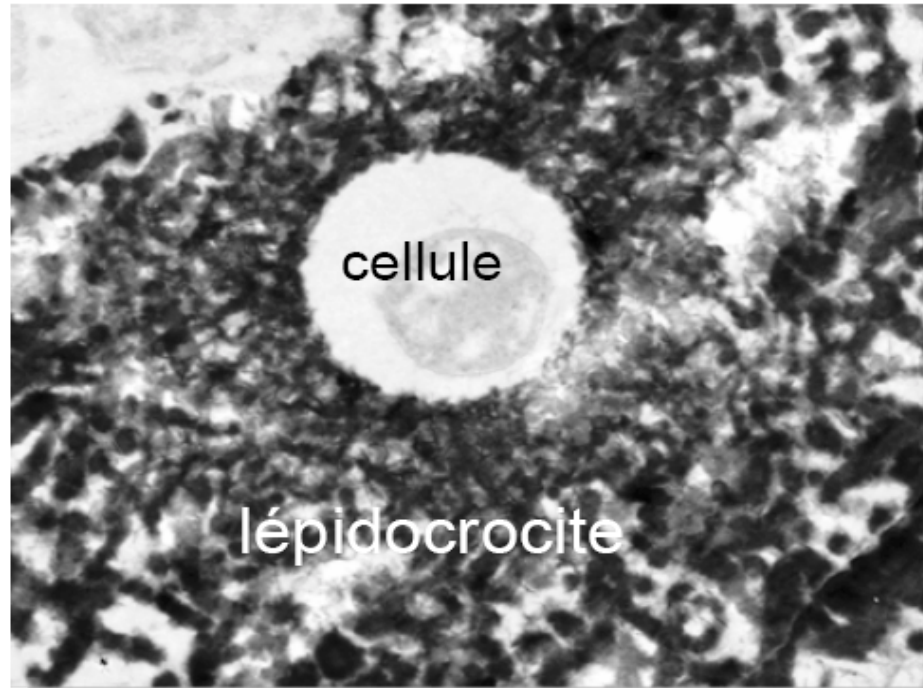
# Constantes d'acidité

- Les modèles de complexation de surface nous permettent de quantifier la densité de sites réactifs sur la paroi
  - $pK_1 \sim 4.8$       Groupements carboxyliques
  - $pK_2 \sim 7.0$       Groupements phosphatés
  - $pK_3 \sim 9.0$       Groupements hydroxyls
- Les valeurs de  $pK$  varient en fonction du type de bactéries, de leur activité métabolique et de leur phase de croissance



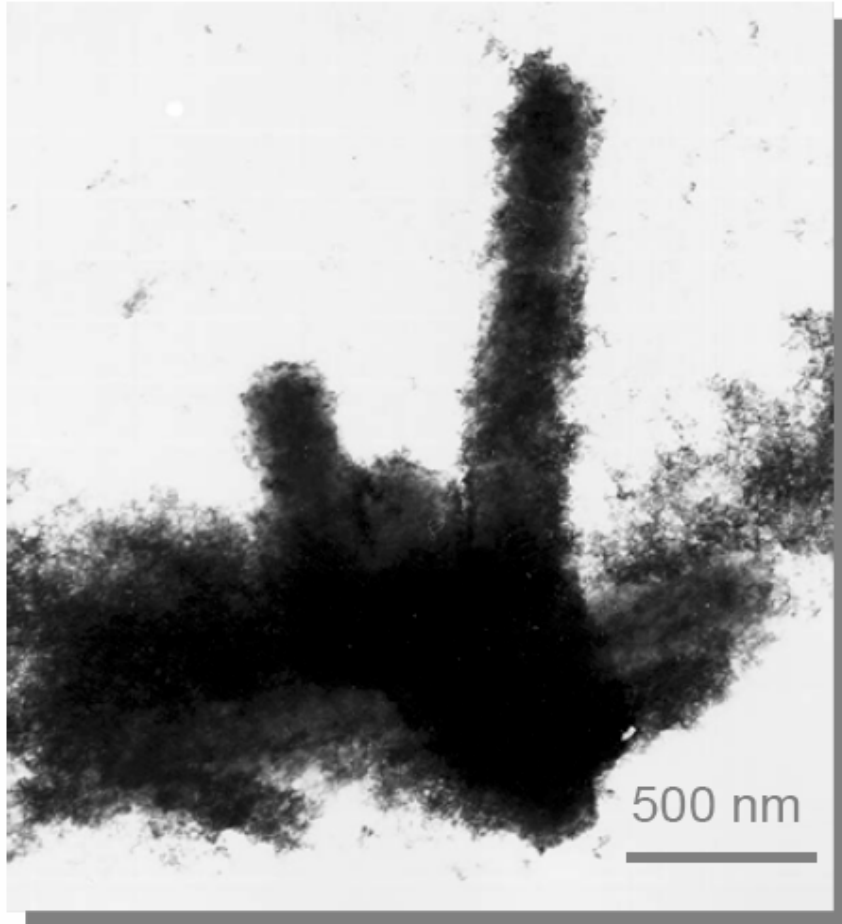
# Oxydes de fer biogéniques: passif

- Sous des conditions de pH neutre, plusieurs bactéries peuvent servir de substrats passifs de nucléation et de précipitation si la solution est saturée ou sursaturée par rapport à certains oxydes de fer
- Peu d'études en laboratoire

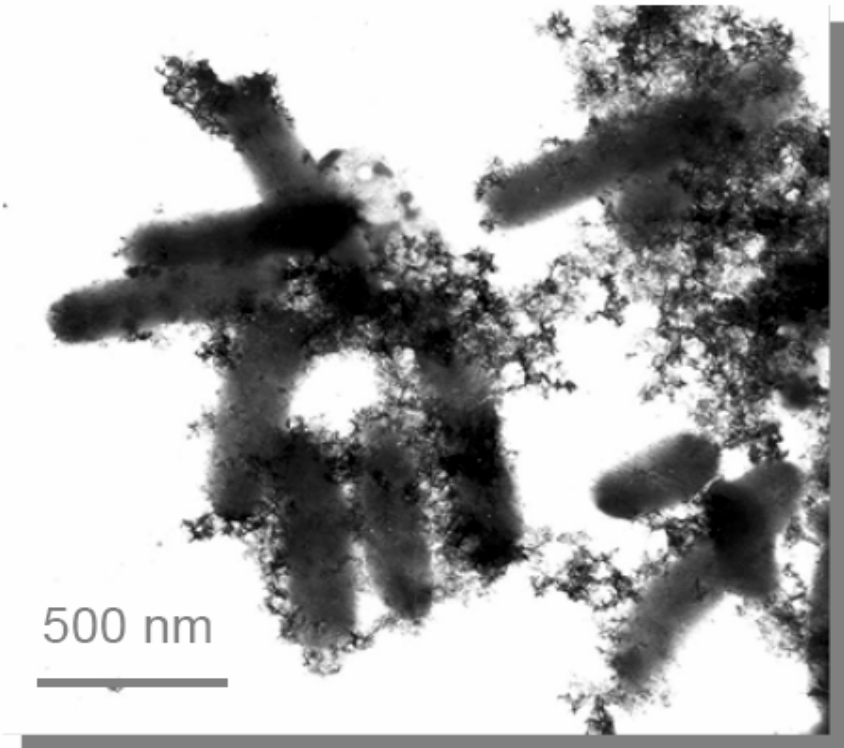


# Couverture de la paroi

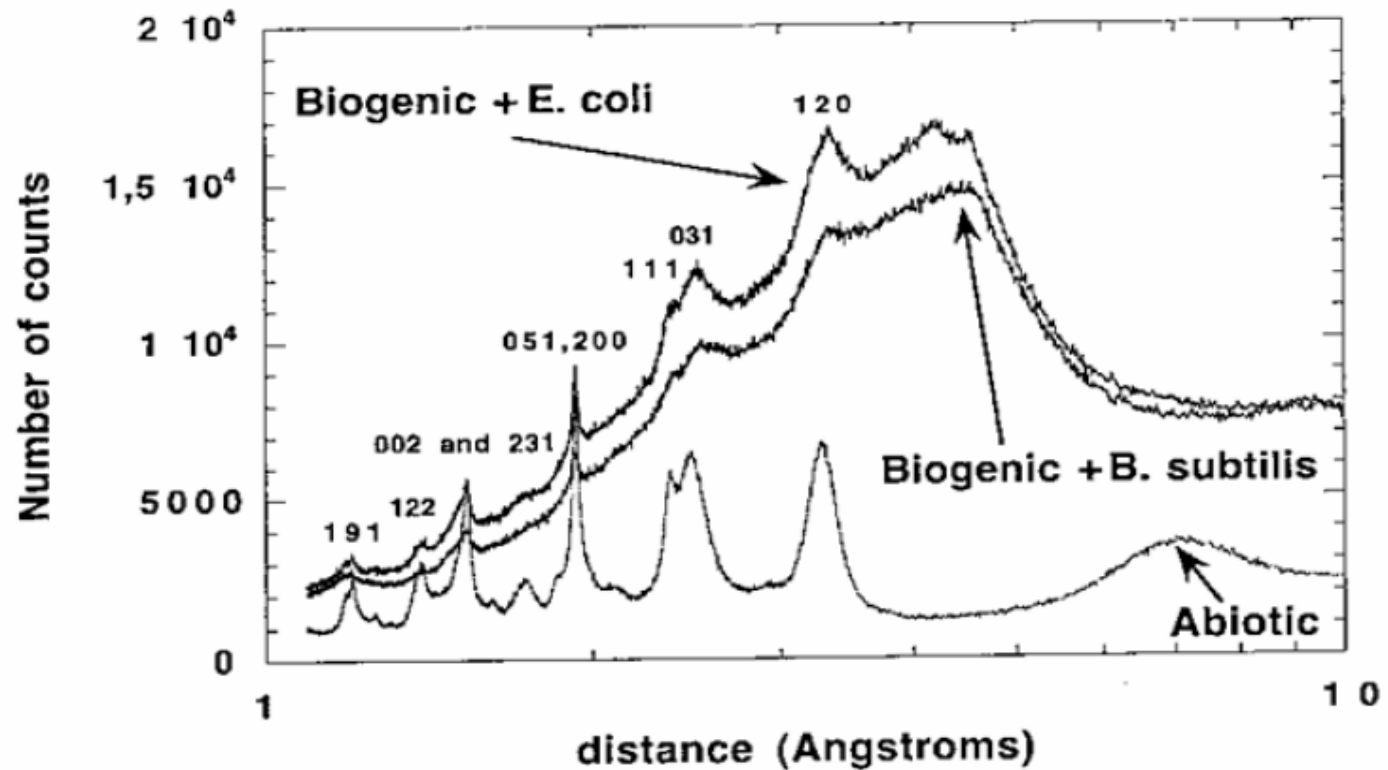
*B. subtilis*



*E. coli*

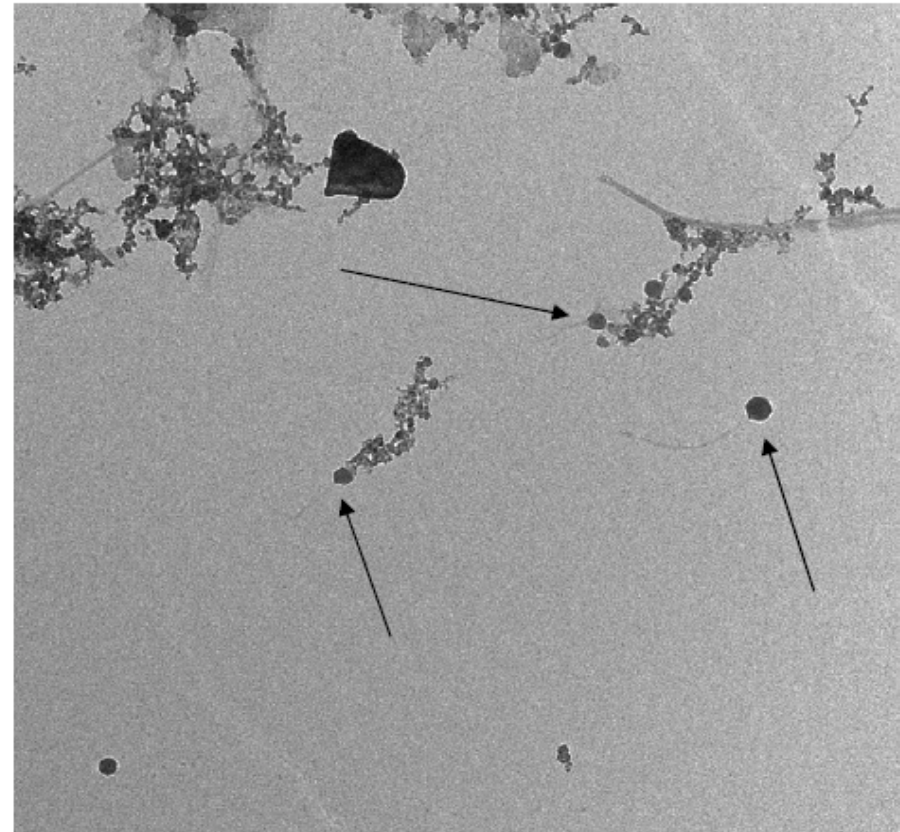


# Diffraction X: Oxydes de fer biogéniques



# Autres surfaces biologiques

- **Virus**: très abondants en milieu aquatique
- Leur capsid est riche en protéines
- Les virus peuvent être responsables de la sorption de métaux et de la nucléation et précipitation de minéraux



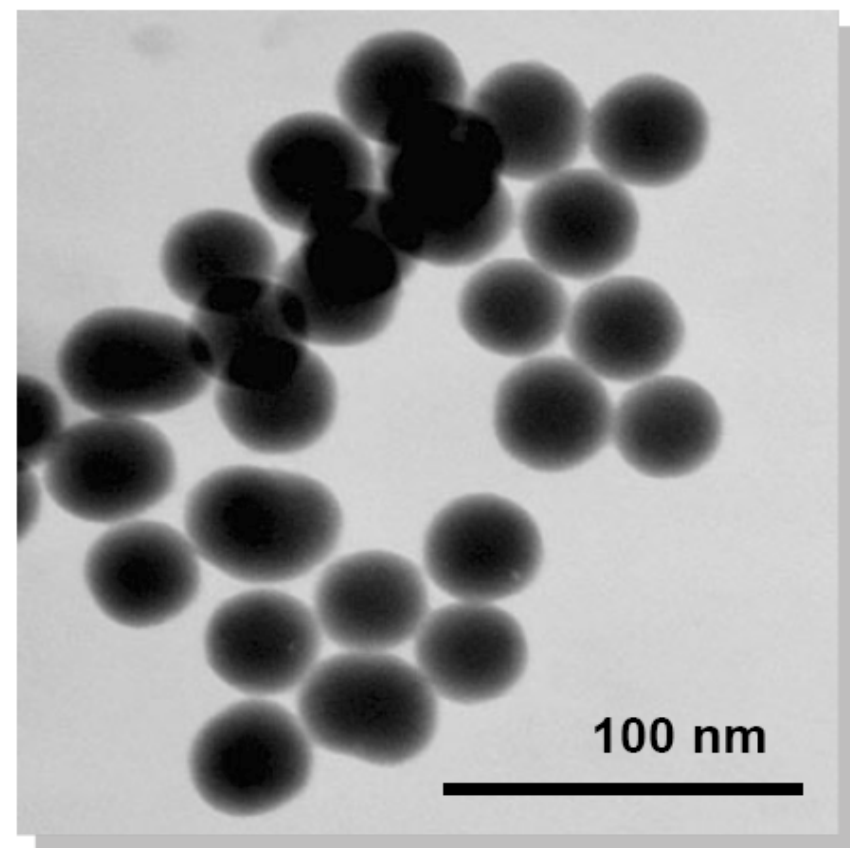
RT-066-16.tif  
RT-066-16  
Print Mag: 77300x @ 7. in  
9:49 09/18/06

500 nm  
HV=60kV  
Direct Mag: 45000x

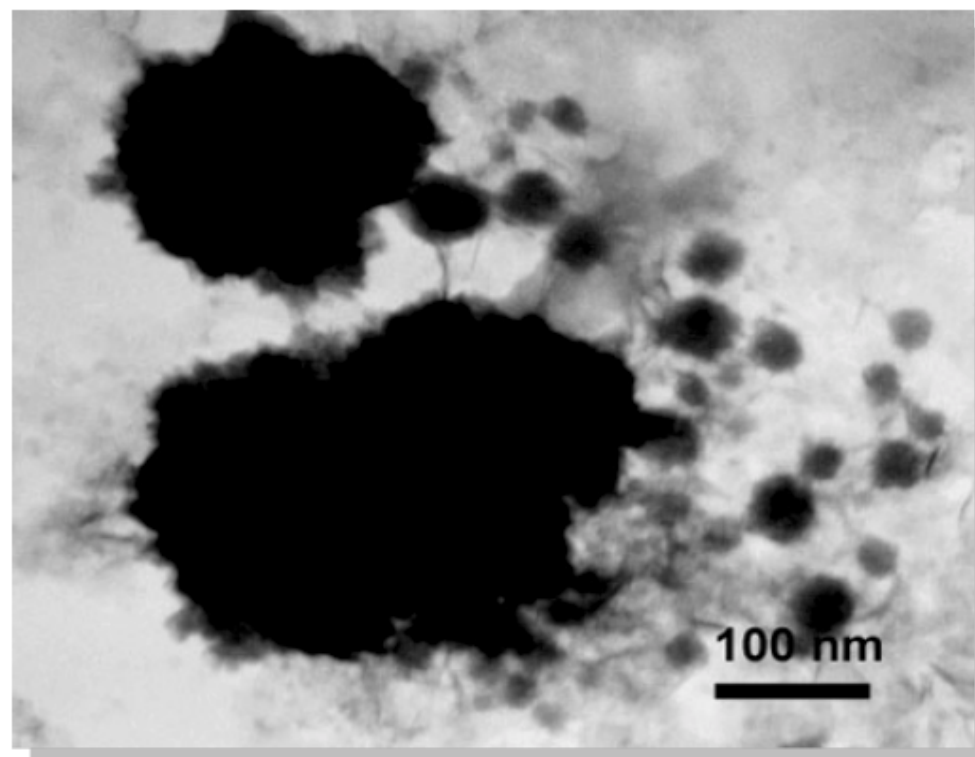
Photo: J. Kyle



# Virus et oxydes de fer



$10^{-4}$  M Fe



$10^{-3}$  M Fe



**INDUIT**

Recombinaison de produits  
du métabolisme

**PASSIF**

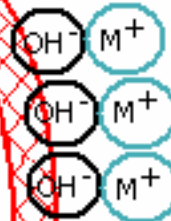
Métal chélaté ← Métal + Acide organique  
(Biochélation)

MHPO<sub>4</sub> ← M<sup>2+</sup> + HPO<sub>4</sub><sup>2-</sup>

MS ← M<sup>2+</sup> + H<sub>2</sub>S

Bactérie

Biosorption



Biooxydation

M<sup>2+</sup>

e<sup>-</sup>

e<sup>-</sup>

M<sup>3+</sup>

M<sup>3+</sup>

Bioréduction

M<sup>2+</sup>

Transformations catalysées par  
des enzymes

**ACTIF**

# Processus actifs

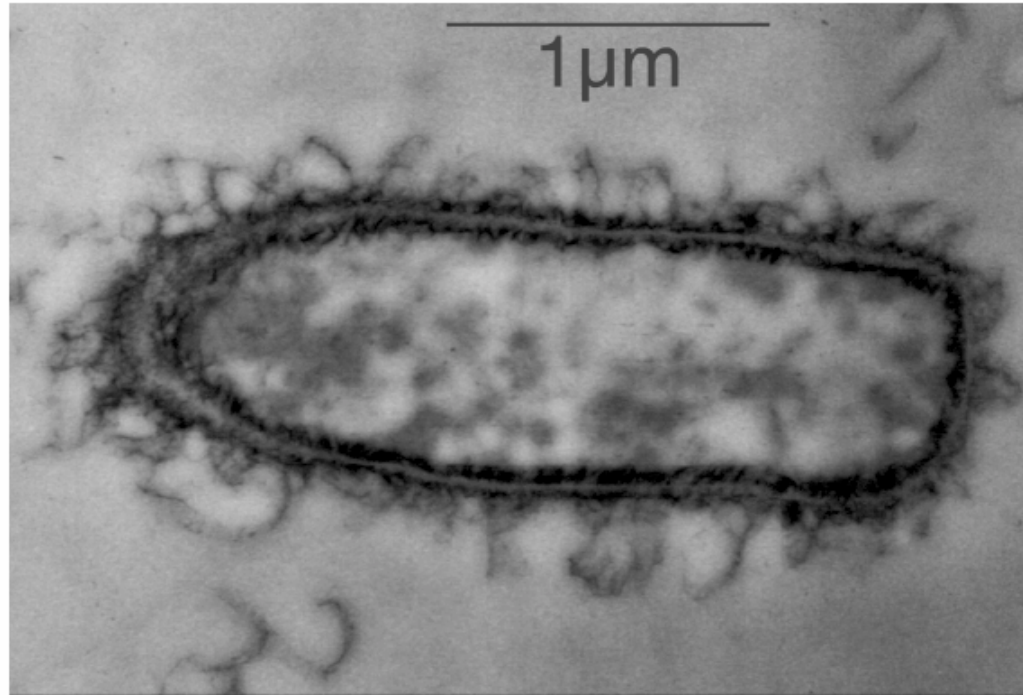
- L'activité métabolique joue un rôle très important dans la formation de minéraux biogéniques
  - L'oxydation microbienne du Fe(II) ou Mn(II) génère du Fe(III) et Mn (IV) pouvant précipiter sous forme d'oxydes (si la solution est saturée)
  - La réduction microbienne des sulfates en sulfures mène à la formation de sulfures de métaux (ex: FeS)
  - La réduction microbienne de Fe(III) peut contribuer à la formation de phosphates de Fe(II) ou de magnétite
  - Une augmentation de pH près de la cellule peut aussi contribuer à la formation de carbonates.



## Fe- et Mn- biominéraux

=

produits fréquents de la biominéralisation induite du fait de la forte concentration de ces éléments dans la croûte terrestre (4<sup>th</sup> et 12<sup>th</sup> éléments les plus abondants).



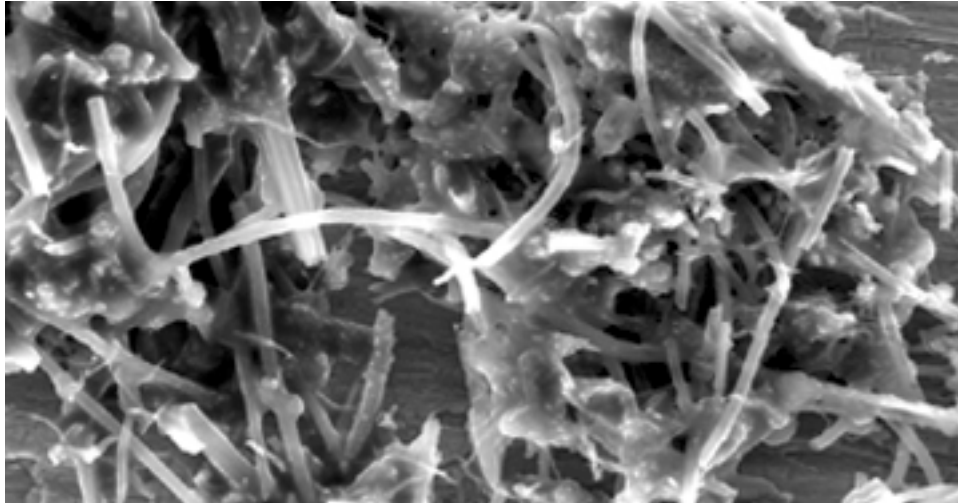
**Figure 1.** Unstained ultrathin section transmission electron micrograph of a “bacterial fossil” from a sulfate-reducing consortium. The cell has lysed but iron sulfide mineral encrustation has preserved the cell envelope. Figure kindly supplied by W. Stanley and G. Southam.

# Oxydes de fer biogéniques

- Les oxydes de fer biogéniques résultent de l'oxydation chimique et/ou microbienne du Fe(II)
- Ils ont une petite taille (1-100 nm) et une grande surface spécifique
- Ils ont une faible cristallinité: ferrihydrite, goethite, lépidocrocite
- Ils sorbent ou incorporent plusieurs éléments traces, dont les métaux lourds

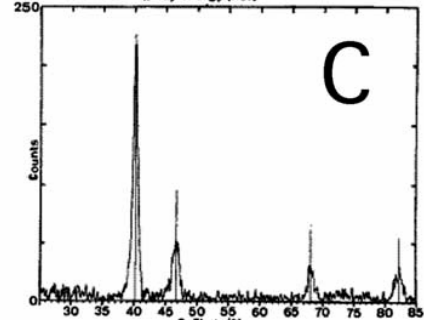
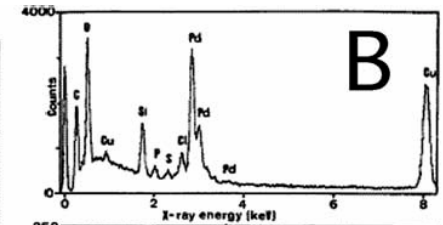
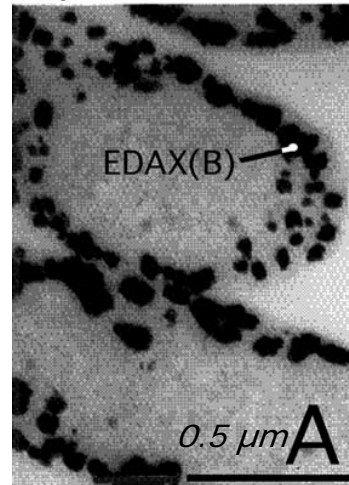


# Rôle des microorganismes dans la genèse des minerais



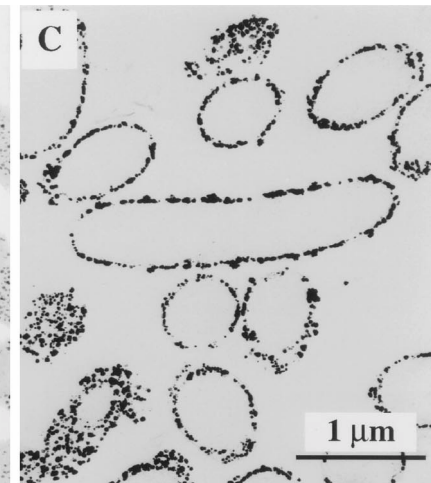
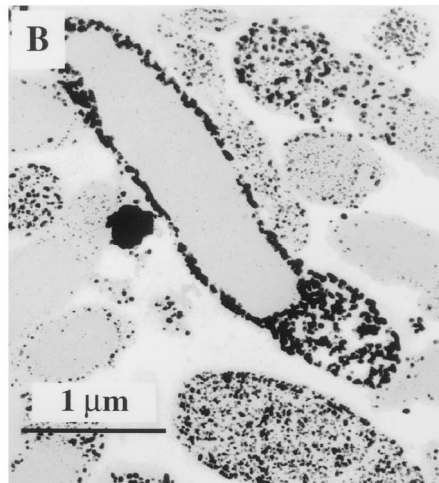
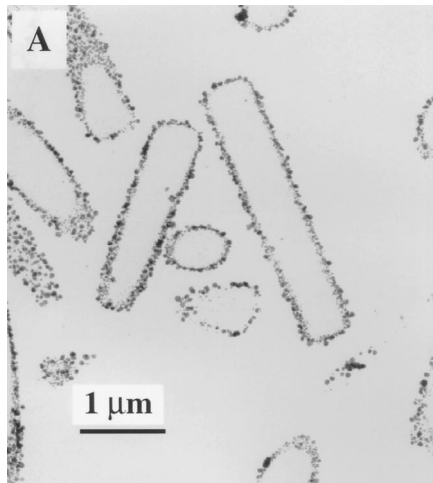
Bacteries (*Leptothrix*, *Gallionella*) recouvertes d'une gangue d'oxyhydroxyde de fer et de silice  
*Ferris et Kennedy, Toronto University*

*Lloyd et al. 1998 AEM*



Distribution du Pd(0) bioréduit par *D. Desulfuricans* (sulfato-réductrice)  
Pd(II) = accepteur final d'électrons

*Kashefi et al. 2001 AEM*



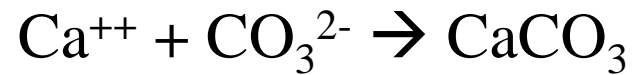
Reduction de l' $\text{Au(III)}$  et précipitation d'or par *G. sulfurreducens*. (A) *P. islandicum*; (B) *T. maritima*;

Exemples

d'applications :

Cas des carbonates

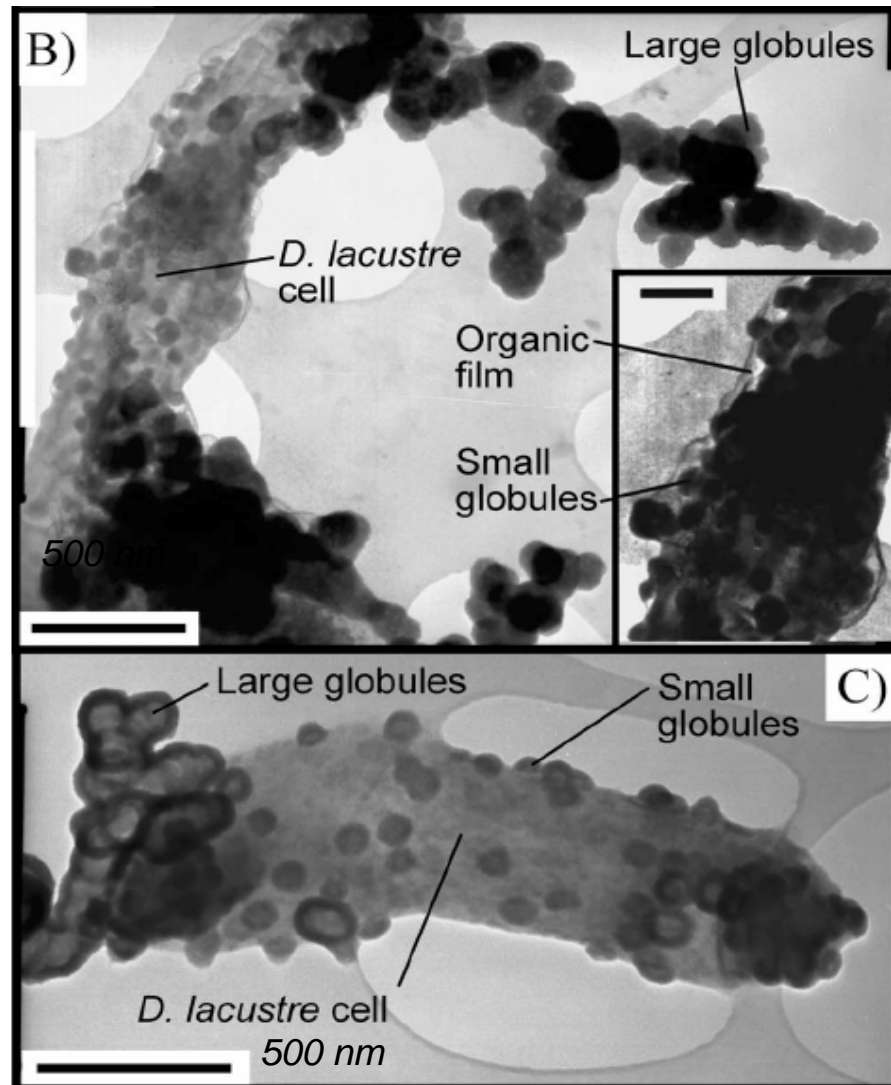
# Biocarbonatation



- facteurs agissant sur le degré de saturation :
  - Quantité de cations bivalents disponibles (Ca et Mg principalement)
  - Quantité totale d'espèces carbonatées
  - pH, force ionique et température
- Les métabolismes bactériens influent principalement sur le pH ainsi que sur la teneur en espèces carbonatées



# Premiers stades de précipitation de carbonates par des bactéries sulfato-réductrices

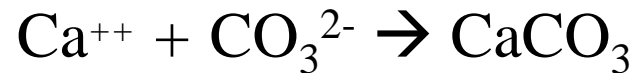


- Grande variété de microorganismes (aérobies ou anaérobies) impliqués dans ces réactions
- Pas lié à un groupe particulier mais plutôt à la géochimie de l'environnement (i. e. concentration en CO<sub>2</sub>, carbonates, cations, présence de tampon adapté, développement de pH alcalins).

## *B. pasteurii*



Hydrolyse de l'urée → Augmentation du pH → Saturation du système carbonate calcium → **Précipitation**



Réaction (catalysée par l'uréase) largement répandue parmi les bactéries du sol et des eaux souterraines