

CHAPITRE 28

Les procaryotes

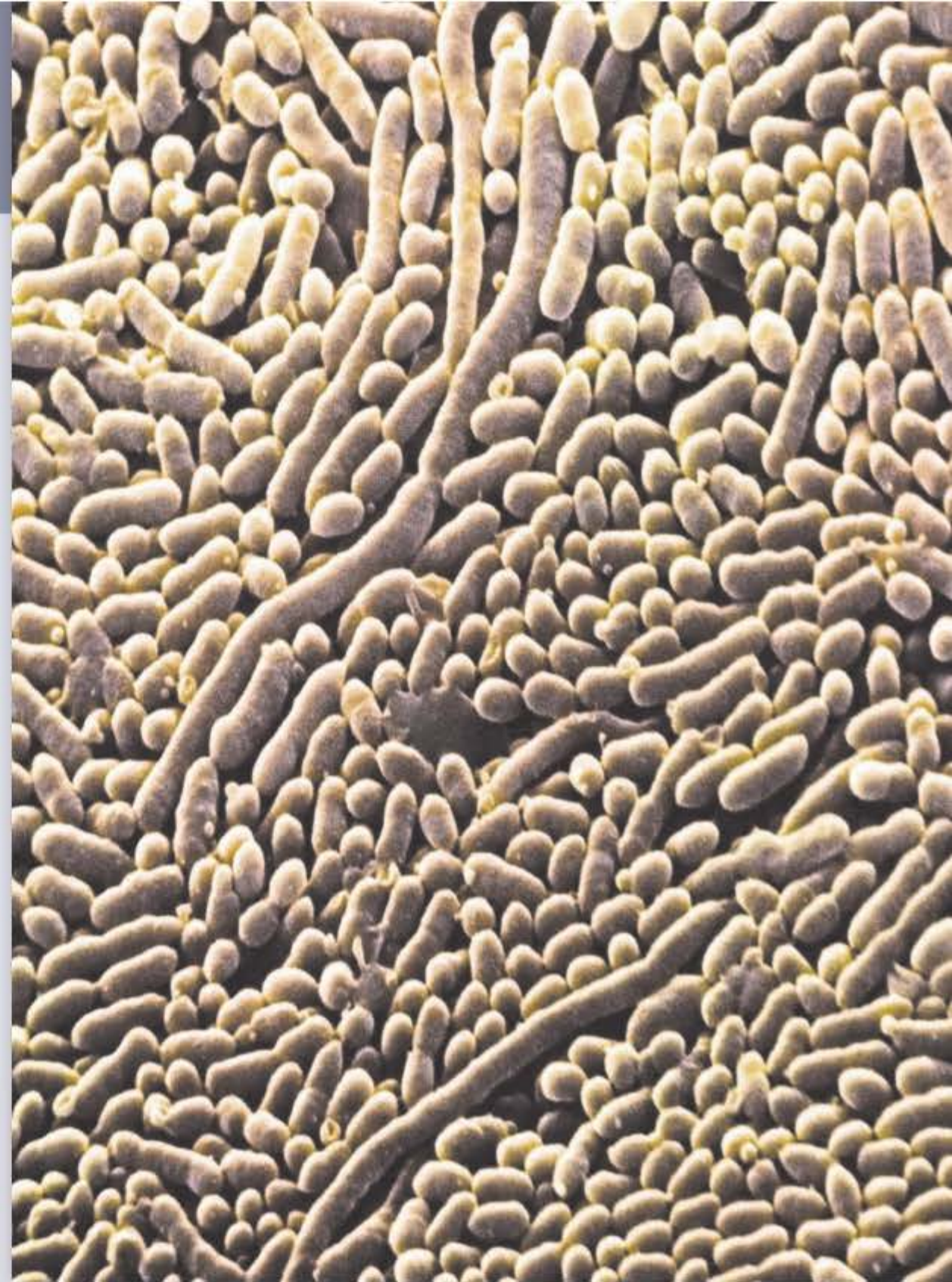
Aperçu du chapitre

- 28.1 Diversité des procaryotes
- 28.2 Structure des cellules procaryotes
- 28.3 Génétique des procaryotes
- 28.4 Métabolisme des procaryotes
- 28.5 Maladies bactériennes chez les humains
- 28.6 Procaryotes utiles

Introduction

Une particularité des organismes vivants est leur organisation cellulaire. Nous avons déjà vu que les êtres vivants dérivent de deux grands types de cellules : les procaryotes et les eucaryotes. Vous seriez peut-être étonnés de savoir qu'en dépit de leur taille nettement plus réduite, les procaryotes sont plus nombreux que les eucaryotes. Quand on se base uniquement sur leur nombre, les procaryotes représentent la forme dominante de la vie sur la planète. Si nous examinons de près un être humain, nous verrions que, pour chaque cellule du corps, il y a une dizaine de cellules procaryotes – et il y a des centaines de milliards de cellules dans un homme.

Les microbes procaryotes jouent aussi un rôle important dans l'écologie du globe. On ne parle plus aujourd'hui de géochimie, mais de biogéochimie. La diversité des organismes eucaryotes vivant aujourd'hui sur terre n'existerait pas sans les procaryotes parce que le fonctionnement d'une grande partie des écosystèmes dépend d'eux. On suppose, par exemple, que la photosynthèse procaryote a été la source de l'oxygène dans l'atmosphère primitive et qu'elle joue encore aujourd'hui un rôle important dans la production d'oxygène. Il est essentiel de connaître les procaryotes pour comprendre la vie sur la Terre, dans le passé comme aujourd'hui.



28.1 Diversité des procaryotes

Objectifs

1. *Montrer les différences entre archées, bactéries et eucaryotes.*
2. *Décrire les caractéristiques de base des bactéries et des archées.*
3. *Expliquer les méthodes de classification appliquées aux procaryotes.*

Brève histoire de la microbiologie

À cause de leur taille, les cellules procaryotes sont restées inconnues pendant la plus grande partie de l'histoire de l'humanité. Il n'empêche qu'en 1546 déjà, le médecin italien Girolamo Fracastoro suggérait que la maladie était due à des organismes invisibles. L'histoire de la microbiologie est une combinaison réunissant une technologie permettant de mettre en évidence l'invisible (microscopie) et une recherche sur la nature des maladies infectieuses. Cette histoire comprend aussi le long débat sur la véritable origine du vivant : à partir d'autres formes de vie ou par génération spontanée à partir de matière non vivante.

Bien qu'il n'ait pas inventé le microscope, le savant hollandais Antonie Van Leeuwenhoek fut le premier à observer et décrire correctement la vie microbienne. Depuis ces premières observations, on a construit des microscopes de plus en plus sophistiqués pour étudier ce domaine de l'invisible (voir chapitre 4). Le microscope électronique moderne nous permet de voir l'étendue des structures interne des cellules.

À propos de la génération spontanée, la controverse s'est poursuivie pendant le 19^{me} siècle, pour être finalement réfutée par le microbiologiste français Louis Pasteur (voir figure 1.4) entre autres. Pendant cette même période du 19^{me} siècle, les preuves se sont accumulées, montrant que les micro-organismes pouvaient provoquer des maladies. Finalement, le médecin allemand Robert Koch a étudié avec précision la maladie du charbon et il a pu cultiver l'agent qui en est responsable. Il proposa quatre postulats pour prouver qu'une relation de cause à effet existe entre un micro-organisme et une maladie :

1. Le micro-organisme doit être présent dans tous les cas de maladie et absent chez les individus sains.
2. L'agent causal supposé doit être isolé et maintenu en culture pure.
3. La même maladie doit apparaître quand le micro-organisme en culture est utilisé pour infecter un hôte sain.
4. On doit pouvoir isoler le même micro-organisme de l'hôte malade.

L'étude des micro-organismes et des maladies a également fait progresser la connaissance du système immunitaire, et la façon dont un agent responsable d'une maladie peut éviter une nouvelle infection (voir chapitre 51). Ces différentes voies historiques sont à l'origine d'une discipline – la microbiologie – encore importante aujourd'hui. Dans ce chapitre, nous nous concentrerons sur l'étude des micro-organismes procaryotes puis, au chapitre 29, nous considérerons leurs pendant eucaryotes.

En raison de la belle histoire de la microbiologie, à peine esquissée ici, il est étonnant de constater qu'à la fin du 20^{me} siècle, de nouvelles techniques permettant d'estimer la diversité des microbes sans devoir cultiver les cellules montrent que nous n'avons fait qu'entamer l'étude de la diversité de la vie procaryote. On a aujourd'hui identifié des milliers d'espèces différentes de procaryotes, mais on estime que 1 à 10 % seulement de toutes ces espèces sont connues et caractérisées, et qu'il reste de 90 à 99 % d'espèces à découvrir et étudier. Partout où les microbiologistes les recherchent, ils découvrent de nouvelles espèces, modifiant souvent notre conception des procaryotes.

Les archées et les bactéries sont les formes de vie les plus anciennes, les plus simples de structure et les plus abondantes. Ce sont également les seuls organismes avec une organisation cellulaire procaryote. Les procaryotes ont été abondants pendant un milliard d'années avant l'apparition des eucaryotes dans le monde. Les premières bactéries photosynthétiques (les cyanobactéries) ont modifié l'atmosphère terrestre par la production d'oxygène, qui a stimulé une diversité extrême des bactéries et des eucaryotes.

Les procaryotes sont ubiquistes et vivent dans tous les endroits où existent des eucaryotes ; ils sont aussi capables de prospérer à des endroits où aucun eucaryote ne pourrait vivre. On trouve des bactéries et archées dans des grottes sous-marines profondes, au bord des volcans et au fond des glaciers. Certains de ces milieux extrêmes où l'on peut trouver des procaryotes seraient mortels pour toute autre forme de vie.

Beaucoup d'archées sont des extrémophiles. Elles vivent dans des sources chaudes qui pourraient cuire d'autres organismes (figure 28.1), dans des milieux hypersalins qui déshydrateraient les autres cellules et dans des atmosphères riches en gaz toxiques comme le méthane ou l'hy-



Figure 28.1 Des procaryotes thermophiles vivent dans les sources chaudes, comme celles-ci, dans le parc national du Yellowstone.

drogène sulfuré. On en a même découvert qui vivaient sous 435 m de glace dans l'Antarctique !

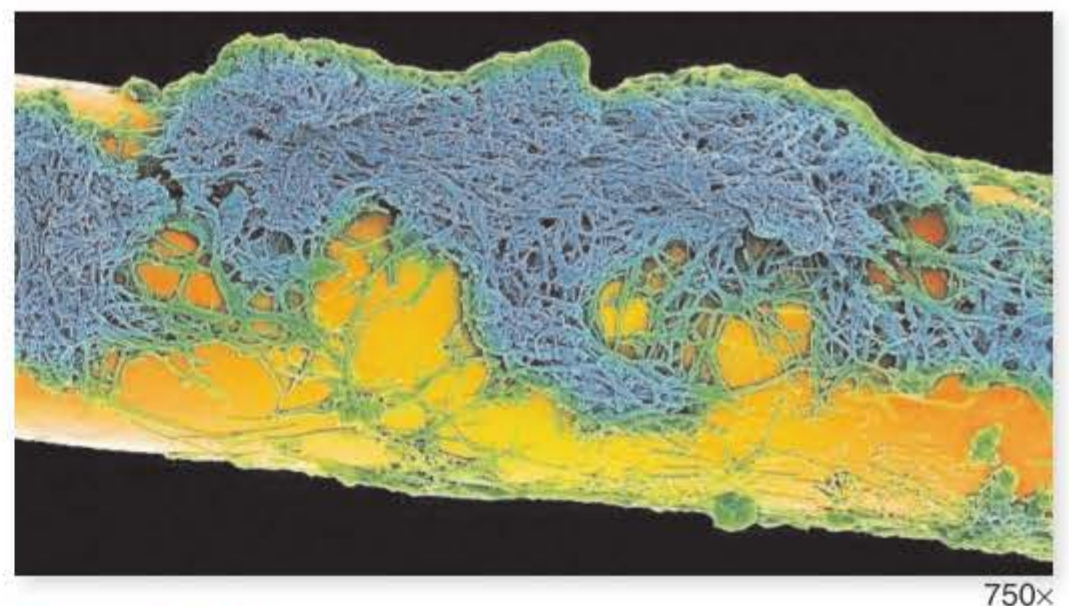
Ces environnements rigoureux ressemblent peut-être aux conditions qui prévalaient sur la Terre primitive au moment où la vie a débuté. Il est probable que les procaryotes ont évolué de manière à persister dans ces conditions rigoureuses et sont restés capables d'exploiter ces espaces alors que le reste de l'atmosphère se modifiait.

Les procaryotes sont fondamentalement différents des eucaryotes

Les procaryotes diffèrent des eucaryotes par de nombreuses caractéristiques importantes. Ces différences représentent certaines des distinctions les plus fondamentales séparant des groupes d'organismes.

Unicellularité. À quelques exceptions près, les procaryotes sont fondamentalement unicellulaires. Dans certains types, les cellules individuelles adhèrent les unes aux autres dans une matrice et forment des filaments ; cependant, les cellules conservent leur individualité. Même alors, les caractéristiques de l'organisme sont celles des cellules individuelles, contrairement à ce qui se passe pour un organisme pluricellulaire.

Dans leurs milieux naturels, les bactéries semblent capables de former une communauté d'espèces différentes ou **biofilm** (figure 28.2). Ces associations sont plus résistantes



750×

Figure 28.2 Une fibre de brosse à dents usagée montre un biofilm de bactéries susceptibles de provoquer une plaque dentaire.

aux antibiotiques, à la dessiccation et à d'autres contraintes environnementales qu'une simple colonie composée d'un seul type de microbe, comme une culture en laboratoire

Taille des cellules. Avec la découverte de nouvelles espèces de procaryotes, les chercheurs ont constaté que la taille des cellules procaryotes varie énormément, pour atteindre cinq ordres de grandeur. Les plus grandes cellules bactériennes actuellement connues sont celles de *Thiomargarita namibiensis* (figure 28.3). Dans cette espèce, une cellule atteint 750 µm de large, elle est visible à l'œil nu et elle a à peu près la taille d'un œil de bourdon. La majorité des procaryotes mesurent cependant au maximum un µm de diamètre alors que la plupart des cellules eucaryotes ont au moins 10 fois cette taille. Une telle généralisation est cependant trompeuse, car il y a des eucaryotes très petits aussi bien que de très grands procaryotes.

Le nucléoïde. Les procaryotes n'ont pas de noyaux délimités par une membrane ; ils ont généralement un seul chromosome circulaire composé d'ADN et de protéines semblables aux histones localisé dans une zone du cytoplasme, le nucléoïde. Il y a cependant des exceptions : *Vibrio cholerae* possède deux chromosomes circulaires et les espèces de *Borrelia* ont plusieurs chromosomes linéaires. Les cellules procaryotes possèdent souvent aussi des molécules d'ADN accessoires, les plasmides.

Division cellulaire et recombinaison génétique. Chez les eucaryotes, la division cellulaire se fait par mitose et implique un faisceau de microtubules. Chez les procaryotes, elle se fait principalement par scissiparité (voir chapitre 10) qui n'implique pas l'utilisation d'un fuseau. Il n'y a pas non plus de cycle sexué chez les procaryotes, mais nous savons aujourd'hui qu'ils échangent fréquemment du matériel génétique. L'ensemble de ces mécanismes est désigné comme un transfert horizontal de gènes ; ce n'est pas une forme de reproduction.

Cloisonnement interne. Contrairement à celui des eucaryotes, le cytoplasme des procaryotes ne possède pas de vastes compartiments internes ni d'organites délimités par des membranes (voir chapitre 4). Mais leur membrane plasmique est fortement involuée ; la respiration et la photosynthèse se déroulent sur des portions particulières de cette membrane.

Les flagelles. Les flagelles des procaryotes ne possèdent pas la structure 9 + 2 des eucaryotes, mais sont composés d'une seule fibre d'une protéine, la flagelline. Les flagelles bactériens sont



Figure 28.3 Les cellules de la bactérie *Thiomargarita namibiensis* peuvent atteindre 750 µm de large.

rigides et tournent comme une hélice, alors que les flagelles eucaryotes se déplacent comme des fouets (plus de détails sont donnés dans la section 28.2 et dans la figure 28.9).

Diversité métabolique. Chez les bactéries photosynthétiques, il existe deux types de photosynthèse : (1) oxygénique, avec production d'oxygène, et (2) anoxygénique, sans production d'oxygène. La photosynthèse anoxygénique implique la formation de produits comme le soufre ou le sulfate au lieu d'oxygène. Les cellules procaryotes sont aussi les seuls organismes chimiolithotrophes, ce qui signifie qu'elles utilisent l'énergie stockée dans les liaisons chimiques des molécules inorganiques pour synthétiser des glucides (nous étudierons cette diversité métabolique dans la section 28.4).

En dépit de ressemblances, les bactéries et les archées sont fondamentalement différentes

Les archées et les bactéries se ressemblent par leur structure cellulaire procaryote, mais elles diffèrent beaucoup aux niveaux chimique et moléculaire. Ces différences portent sur quatre domaines clés : membrane plasmique, parois cellulaires, réplication de l'ADN et expression des gènes.

Les membranes plasmiques. Tous les procaryotes ont une membrane plasmique formée d'une mosaïque liquide (voir chapitre 5). Les archées diffèrent des bactéries et des eucaryotes. Les lipides membranaires des archées sont composés de glycérol unis à des chaînes de glucides par des liaisons éther, au lieu des liaisons ester des bactéries et des eucaryotes (figure 28.4a). Ces glucides peuvent en outre être ramifiés et organisés en tétraéthers formant une couche unique au lieu d'une bicouche (figure 24.3b).

Dans le cas de certains hyperthermophiles, la membrane est principalement constituée de cette seule couche de tétraéthers. C'est un des caractères structuraux permettant à ces archées de supporter des températures élevées.

La paroi cellulaire. Les deux types de procaryotes possèdent normalement une paroi cellulaire qui recouvre la membrane plasmique et renforce la cellule. Les parois cellulaires des bactéries sont faites **peptidoglycanes**, polymères de glucides unis par des liaisons croisées peptidiques. Ces liaisons renferment aussi des acides aminés D qui n'existent pas dans les protéines cellulaires. Les parois cellulaires des archées n'ont pas de peptidoglycane, mais parfois de la **pseudomuréine**, dont la structure et le rôle ressemblent à ceux des peptidoglycanes. Cette assise de la paroi est aussi un polymère de glucides avec liaisons peptidiques, mais les glucides sont différents et la structure des liaisons peptidiques aussi est différente. On ne peut cependant pas généraliser, car on a découvert d'autres parois cellulaires d'archées composées de protéines et glucides divers.

Réplication de l'ADN. Bien que les archées et les bactéries possèdent une seule origine de réplication, l'origine et les protéines impliquées sont de nature totalement différente. L'initiation de la réplication des archées est plus proche de celle des eucaryotes (voir chapitre 14).

Expression des gènes. L'équipement utilisé pour l'expression des gènes diffère aussi chez les archées et les bactéries. Les archées

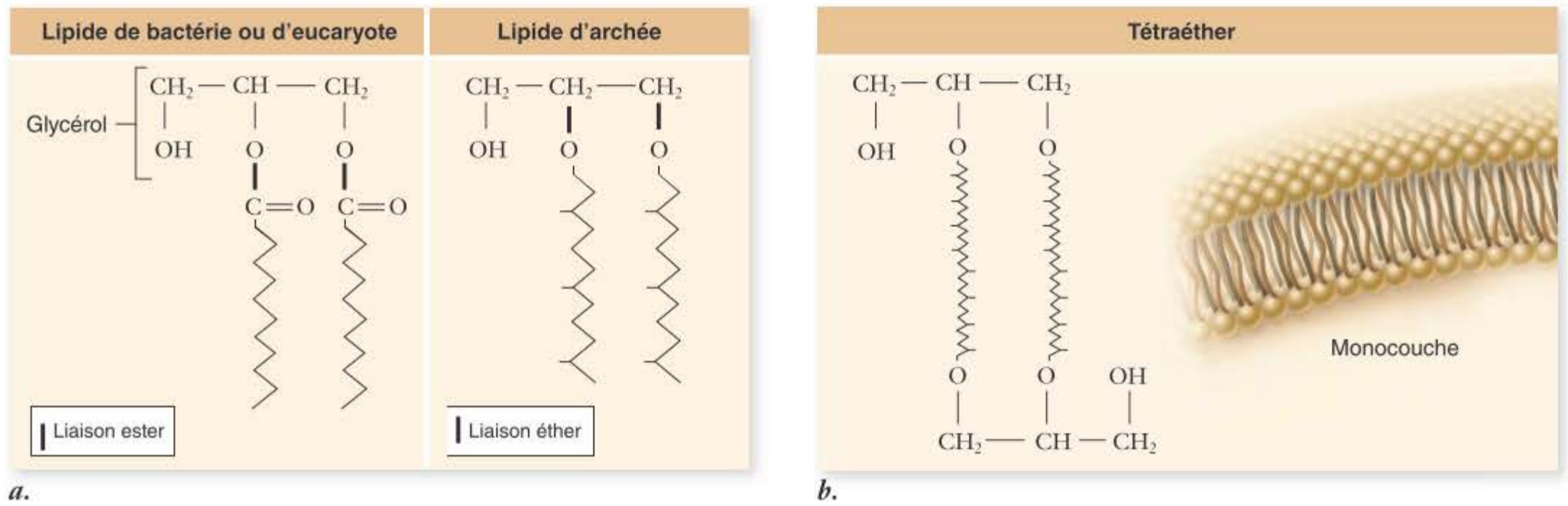


Figure 28.4 Lipides membranaires des archées. *a.* Les lipides membranaires des archées sont formés d'un squelette glycérol semblable à celui des lipides bactériens et eucaryotes, mais les chaînes glucidiques sont unies au glycérol par des liaisons éther au lieu de liaisons ester. Les glucides peuvent en outre être ramifiés et même former des anneaux. *b.* Ces lipides peuvent aussi former des tétraéthers au lieu de diéthers. Le tétraéther forme une couche unique parce qu'il possède deux régions polaires reliées par des glucides hydrophobes.

peuvent avoir plusieurs ARN polymérases et ces enzymes ressemblent plus à celles des eucaryotes qu'à l'unique ARN polymérase bactérienne. Une partie de l'équipement de traduction aussi est plus proche de celle des eucaryotes (voir chapitre 15).

La plupart des procaryotes n'ont pas été caractérisés

Il n'est pas facile de classer les procaryotes en fonction de leur forme et ce n'est que récemment que l'étude de leurs caractères biochimiques et métaboliques a permis d'établir une classification générale satisfaisante comparable à celle qui est utilisée pour les autres organismes.

Premiers caractères utilisés pour la classification

Les premiers systèmes de classification des procaryotes étaient basés sur des colorants différentiels comme celui de Gram et des différences phénotypiques entre les organismes. Les caractéristiques essentielles utilisées pour la classification des procaryotes étaient :

1. photosynthétique ou non photosynthétique
2. mobile ou non mobile
3. unicellulaire, colonial ou filamenteux
4. formation de spores ou division par scissiparité
5. rôle pathogène éventuel pour l'homme

Base moléculaire de la classification

Avec le développement des techniques génétiques et moléculaires, la classification des procaryotes peut traduire une véritable parenté évolutive. Les méthodes moléculaires comprennent :

1. l'analyse des séquences d'acides aminés de protéines clés
2. l'analyse des séquences de bases dans les acides nucléiques par détermination du pourcentage de guanine (G) et cytosine (C)
3. l'hybridation des acides nucléiques, qui consiste essentiellement à mélanger l'ADN monocaténaire provenant de deux espèces et à déterminer la quantité de bases appariées (l'appariement entre les bases sera plus important si les espèces sont apparentées)

4. le séquençage des gènes et des ARN, particulièrement des ARN ribosomiques
5. le séquençage complet des génomes

La phylogénie en trois domaines, proposé par Carl Woese, (figure 28.5 et chapitre 26) est basée sur toutes ces méthodes moléculaires, mais elle privilégie la comparaison des séquences d'ARNr pour établir les relations évolutives entre tous les organismes. Pour répondre aux problèmes posés par ces ramifications anciennes de l'arbre généalogique, on a choisi les séquences d'ARNr parce qu'elles ont été très conservées au cours de l'évolution.

À partir de toutes ces données moléculaires, plusieurs groupements de procaryotes ont été proposés. Le plus largement adopté est celui qui est présenté dans le *Bergey's Manual*, deuxième édition, publié en 5 volumes, en 2012 pour le dernier (figure 28.6). En même temps, le séquençage à grande échelle de bactéries prises au hasard montre une diversité incroyable. Il est encore risqué d'attribuer une bactérie à une espèce, mais ces nouvelles données montrent que la grande majorité des bactéries n'ont jamais été mises en culture ni étudiées en détail. On est au stade d'une tentative de définition de la nature de l'espèce bactérienne.

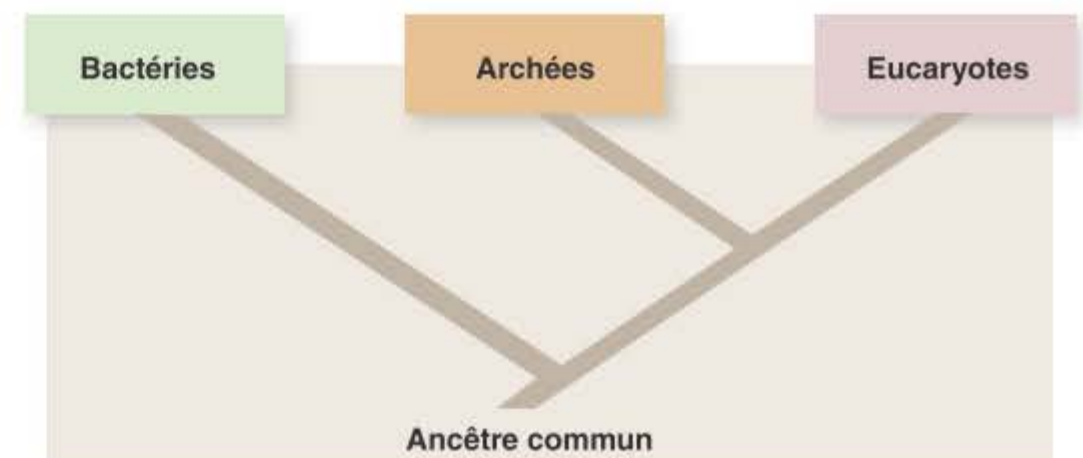


Figure 28.5 Les trois domaines de vie. Les deux domaines des archées et des bactéries ne sont pas étroitement apparentés, bien que ce soit tous deux des procaryotes. Par de nombreux points (voir texte), les archées ressemblent plus aux eucaryotes qu'aux bactéries. Cet arbre est basé sur les séquences d'ARNr.

Synthèse 28.2

Les premières recherches sur les organismes procaryotes ont été possibles grâce aux microscopes. La microbiologie a débuté par l'étude d'agents responsables de maladies. Les procaryotes ne possèdent pas de noyau ni les différents organites délimités par des membranes trouvés chez les eucaryotes, et ils se reproduisent par scissiparité. Les bactéries et les archées diffèrent beaucoup par leur structure et leur métabolisme. La classification des procaryotes a été basée sur des caractéristiques physiques et elle profite maintenant de l'analyse de l'ADN. Beaucoup de procaryotes n'ont cependant pas encore été identifiés parce que leur culture n'est pas possible.

- Comment peut-on distinguer les archées des bactéries et des eucaryotes ?

28.2 Structure des cellules procaryotes

Objectifs

1. Décrire les caractères généraux communs à toutes les cellules procaryotes.
2. Expliquer les différences entre cellules bactériennes gram positif et gram négatif.
3. Décrire les caractères distinctifs des différentes sortes de cellules procaryotes.

Les cellules procaryotes sont relativement simples, mais on peut les classer en fonction de leur forme. Il existe également des différences de structure entraînant des réactions différentes à l'égard de certains colo-

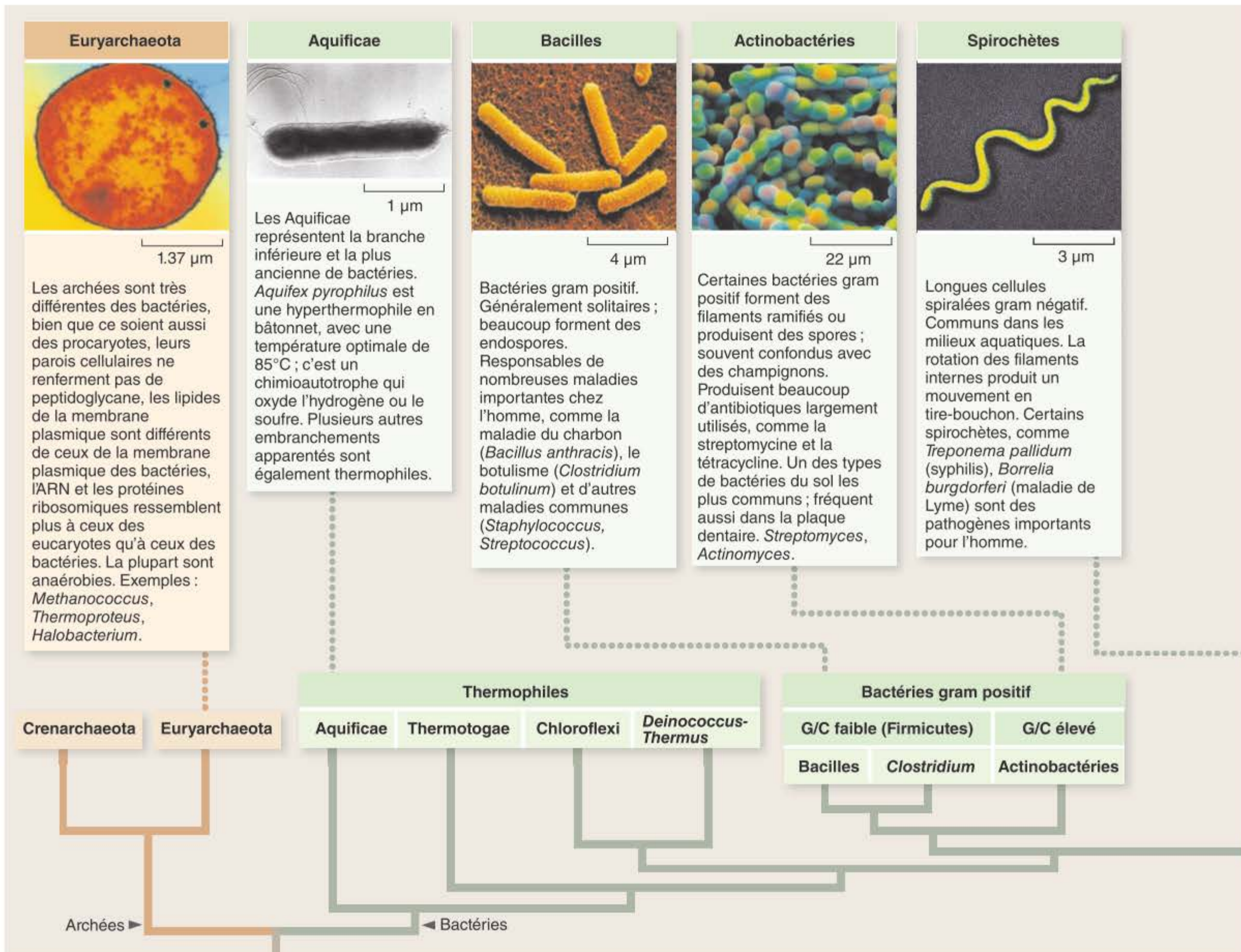
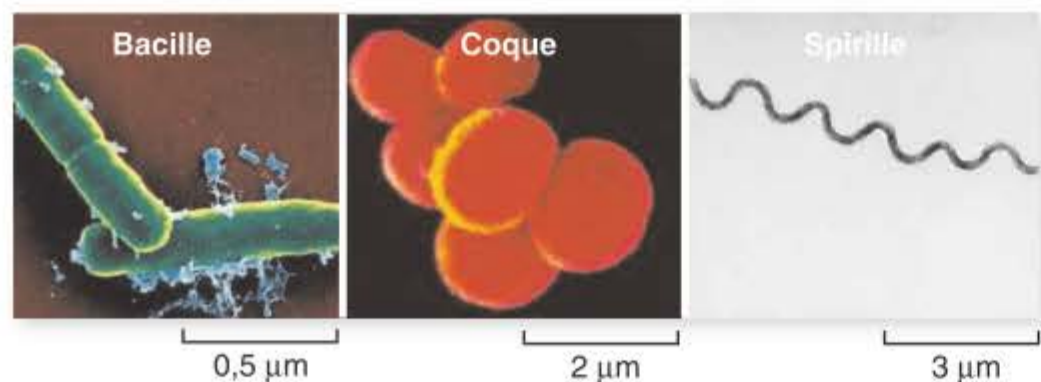


Figure 28.6 Principaux clades de procaryotes. La classification adoptée ici est celle du *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, seconde édition, 2001. G/C signifie pourcentage de G/C dans le génome.

rants. On trouve aussi d'autres caractéristiques propres à certains types de cellules.

Il existe trois grandes formes de procaryotes : bâtonnets, coques et spirales

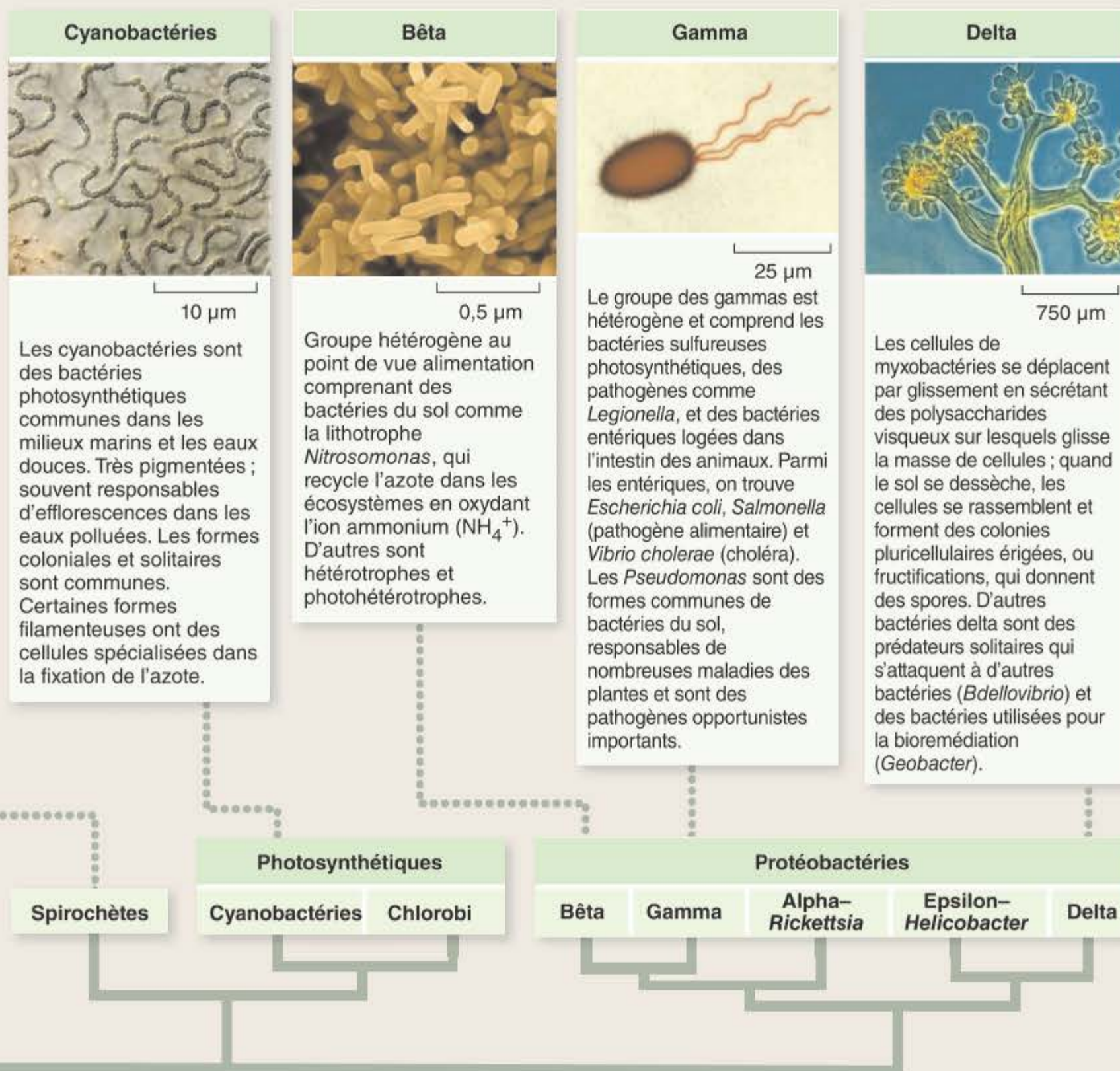
Bien que ce soit trop simplifié, il est utile de diviser les bactéries en fonction de caractères morphologiques faciles. La plupart des procaryotes



ont une de ces trois formes : bâtonnet (on parle souvent de *bacille*), *coque*, de forme sphérique ou ovoïde, et *spirille* ou *spirochète*, bactérie allongée et hélicoïdale.

La forme de la cellule bactérienne dépend surtout de sa paroi. Les bactéries dépourvues de paroi, comme les mycoplasmes, n'ont pas de forme définie.

Le mode de déplacement des cellules procaryotes est aussi divers que leur forme. On peut trouver un ou plusieurs *flagelles* à la surface de beaucoup de ces cellules. Ces structures servent à la propulsion de ces organismes dans un milieu liquide. Certaines bactéries en bâtonnet ou sphériques forment des colonies, elles adhèrent par leurs extrémités après leur division et forment des chaînes. Certaines cellules bactériennes se transforment en structures pédicellées ou s'allongent en filaments ramifiés. Certaines bactéries filamenteuses sont capables de glisser sur des surfaces solides, déplacement souvent accompagné d'une rotation autour de l'axe longitudinal.



Les procaryotes ont souvent une paroi cellulaire résistante et d'autres structures externes

La paroi cellulaire des procaryotes est souvent complexe et formée de nombreuses couches. Elle consiste au minimum en peptidoglycane, polymère propre aux bactéries. Ce polymère forme un réseau de filaments polysaccharidiques reliés par des liaisons croisées entre chaînes latérales peptidiques. C'est une structure importante, parce qu'elle conserve la forme de la cellule et l'empêche de gonfler et d'éclater dans les solutions hypotoniques les plus répandues dans l'environnement. Les archées ne possèdent pas de peptidoglycane, mais une structure semblable, la pseudomuréine ou pseudo-peptidoglycane.

Bactéries gram positif et gram négatif

On peut identifier ces deux grands types de bactéries par la **coloration de Gram**, d'où dérivent leurs noms. Les bactéries **gram positif** ont une paroi de peptidoglycane plus épaisse et prennent une coloration pourpre, alors que les bactéries **gram négatif**, plus communes, contiennent moins de peptidoglycane, ne fixent pas le colorant pourpre et sont colorées en rose foncé par un colorant de fond (figure 28.7).

Dans les bactéries gram positif, le peptidoglycane forme un épais réseau complexe autour de la cellule. Ce réseau contient aussi des acides lipoteichoïque et teichoïque émergeant de la paroi cellulaire. Dans les bactéries gram négatif, une mince couche de peptidoglycane est prise en sandwich entre la membrane plasmique et une deuxième membrane

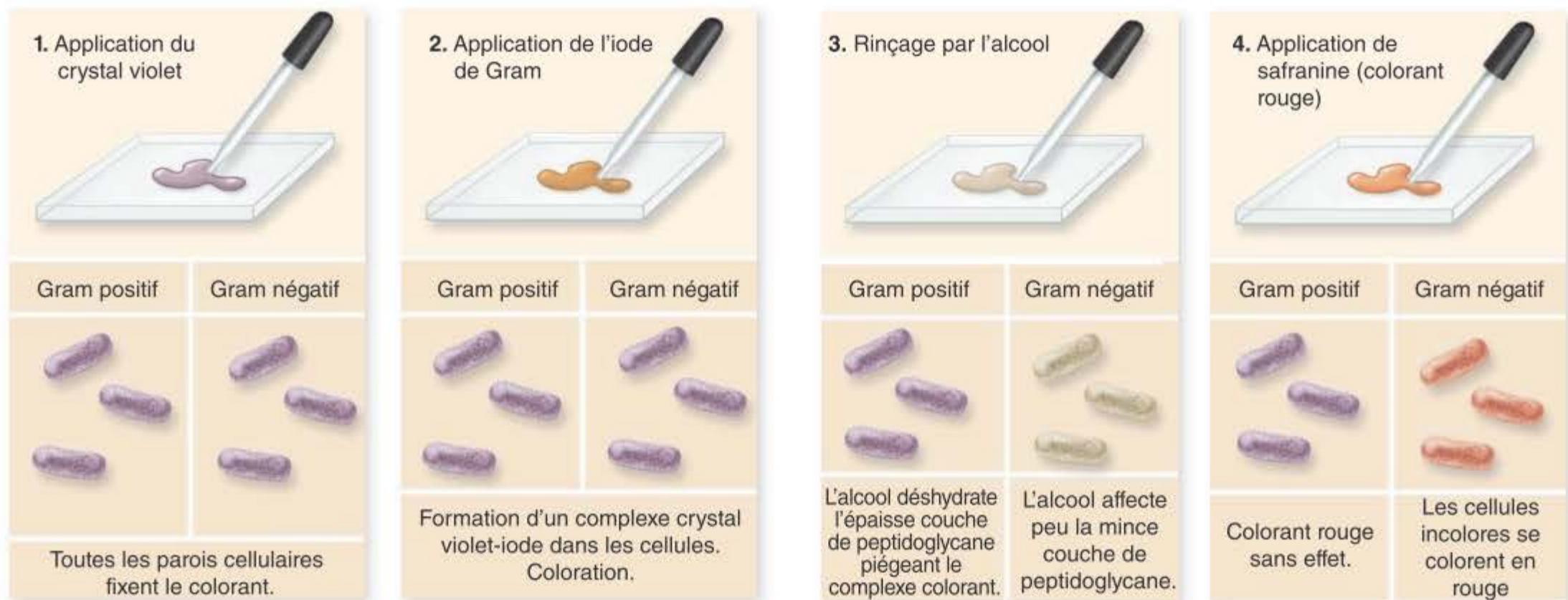
externe (figure 28.8). Cette membrane externe contient de grosses molécules de **lipopolysaccharides**, des lipides auxquels sont fixés des polysaccharides. Grâce à leur membrane externe, les bactéries gram négatif sont résistantes à beaucoup d'antibiotiques qui interfèrent avec la synthèse de la paroi cellulaire chez les bactéries gram positif. Par exemple, la pénicilline empêche les liaisons croisées des peptidoglycane dans la paroi des cellules gram positif et tue les populations bactériennes en croissance.

La couche S

Dans beaucoup de bactéries et archées, une couche supplémentaire de protéine ou de glycoprotéine forme une surface paracrystalline rigide, la couche S, en dehors des assises de peptidoglycane des bactéries gram positif ou de la membrane externe des bactéries gram négatif. Chez les archées, la couche S est presque constante et peut se trouver à l'extérieur d'une assise de pseudo-peptidoglycane ou, contrairement aux bactéries, elle peut être l'unique paroi rigide entourant la cellule. Les couches S ont des fonctions diverses et variables, mais interviennent souvent dans l'adhérence aux surfaces et comme protection.

La capsule

Dans certaines bactéries, une couche gélatineuse supplémentaire, la capsule, entoure les autres assises de la paroi. La capsule permet à la cellule procaryote d'adhérer à des surfaces et à d'autres cellules et, surtout, d'échapper à la réponse immunitaire en interférant avec la reconnaissance par les cellules phagocytaires. La capsule augmente donc la faculté des bactéries d'entraîner des maladies.



a.

Figure 28.7 La coloration de Gram. a. La couche épaisse de peptidoglycane (PG) enveloppant les bactéries gram positif fixe le colorant crystal violet et les bactéries deviennent pourpres dans un frottis après l'application de la coloration de Gram (du nom de Hans Christian Gram – bactériologiste danois, 1853-1938 – qui a mis au point cette technique). Possédant beaucoup moins de peptidoglycane (localisé entre la membrane plasmique et une membrane externe), les bactéries gram négatif ne fixent pas le crystal violet et laissent apparaître le colorant rouge de fond (généralement la safranine). b. Photomicrographie montrant les résultats d'une coloration de Gram pour des cellules gram positif et gram négatif.



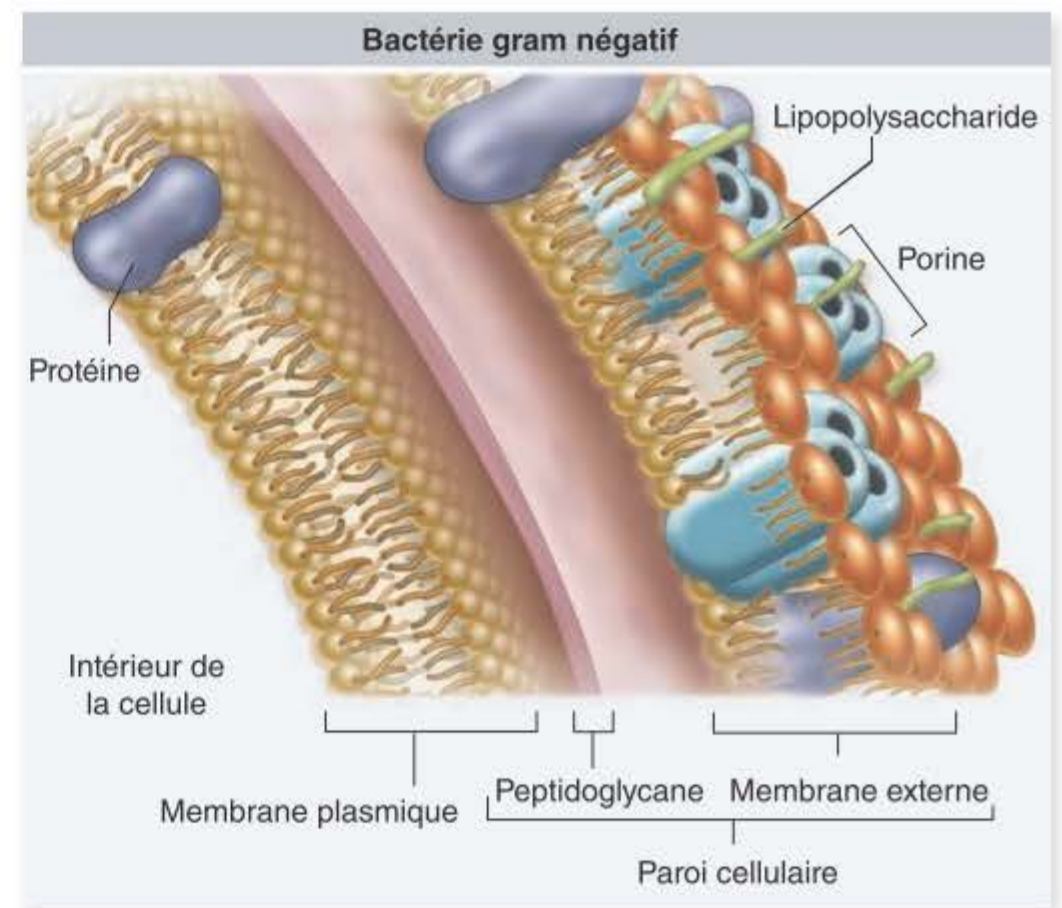
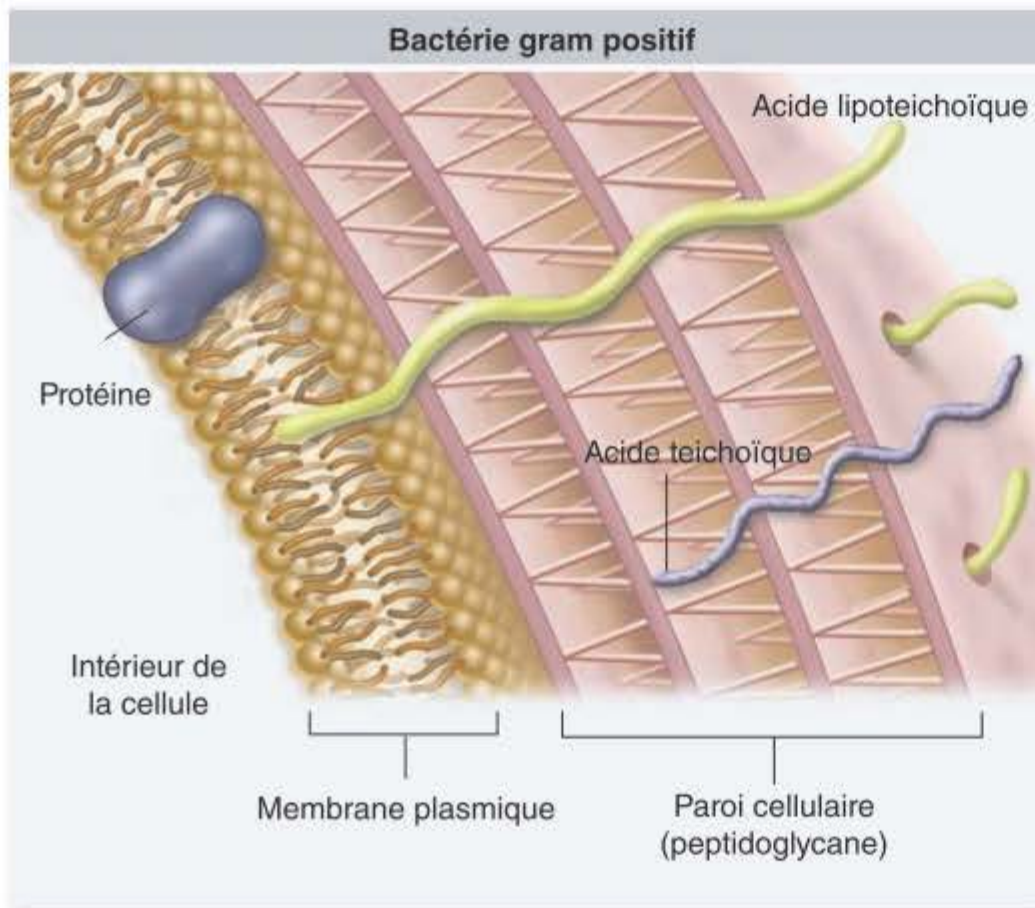


Figure 28.8 Structure des parois cellulaires gram positif et gram négatif. La paroi cellulaire gram positif est beaucoup plus simple et formée d'une couche épaisse de chaînes de peptidoglycane entrecroisées. Des molécules d'acide lipoteichoïque et d'acide teichoïque sont aussi enrobées dans la paroi et émergent à la surface de la cellule. La paroi cellulaire gram négatif est formée de plusieurs couches. La couche de peptidoglycane est plus mince que dans les bactéries gram positif et elle est recouverte d'une membrane supplémentaire composée de lipopolysaccharides. Les porines forment des pores aqueux dans la membrane externe. L'espace entre la membrane externe et le peptidoglycane est l'espace périplasmique.

Flagelles bactériens et pili

Beaucoup d'espèces de procaryotes possèdent de minces flagelles rigides, hélicoïdaux, composés d'une protéine, la **flagelline** (figure 28.8). Ces flagelles mesurent de 3 à 12 μm de long et sont très minces – 10 à 20 nm d'épaisseur seulement. Ils sont ancrés dans la paroi cellulaire et tournent comme une hélice, entraînant la cellule dans un milieu liquide. Les cellules bactériennes ayant perdu les gènes de la flagelline ne peuvent pas nager.

Les **pili** sont d'autres structures piliformes présentes sur les cellules de certains procaryotes gram négatif. Ils sont plus courts que les flagelles procaryotes et épais de 7,5 à 10 nm. Les pili sont plus importants pour la fixation que pour les déplacements et jouent aussi un rôle dans les échanges d'information génétique (section 28.3).

Formation des endospores

Certains procaryotes sont capables de former des **endospores** en synthétisant une paroi épaisse autour de leur génome et d'une petite partie du cytoplasme qui l'entoure. Ces endospores sont très résistantes aux contraintes environnementales, particulièrement à la chaleur, et elles peuvent germer et donner de nouveaux individus des décennies ou même des siècles plus tard si les conditions environnementales s'améliorent.

Les bactéries responsables du tétanos, du botulisme et de la maladie du charbon peuvent former des spores. À l'occasion d'une piqûre, les endospores du tétanos peuvent s'enfoncer profondément sous la peau, où les conditions sont favorables à leur germination, et provoquer la maladie et même la mort.

L'intérieur de la cellule est organisé

La caractéristique la plus fondamentale des cellules procaryotes est la simplicité de leur organisation interne. Ces cellules ne disposent pas du

cloisonnement fonctionnel important observé dans les cellules eucaryotes, mais elles possèdent les structures suivantes :

Des membranes internes. Dans beaucoup de procaryotes, des régions invaginées de la membrane plasmique interviennent dans la respiration ou la photosynthèse (figure 28.10).

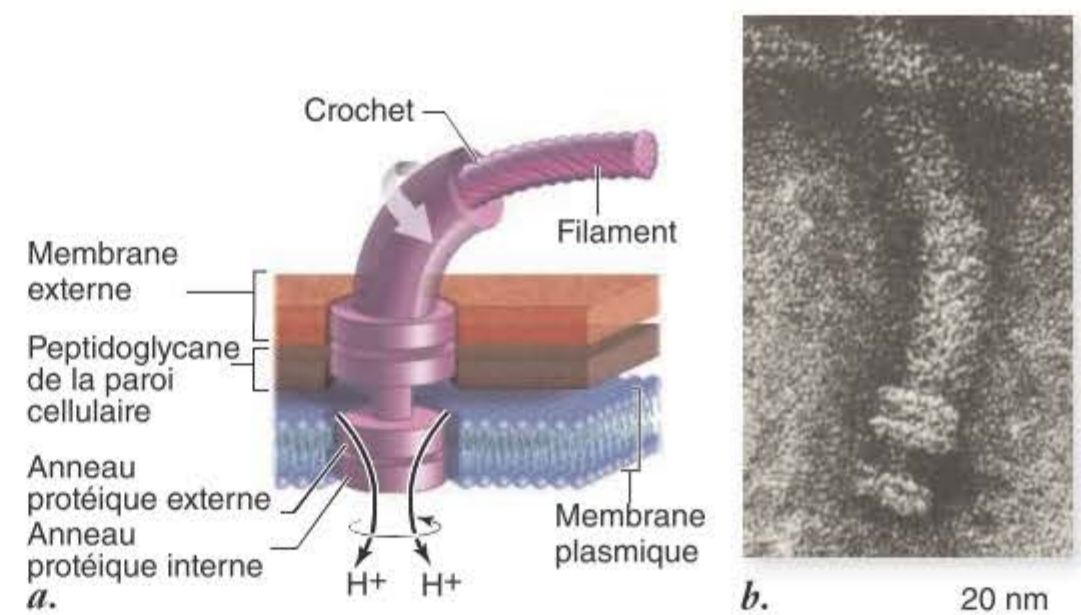


Figure 28.9 Moteur flagellaire d'une bactérie gram négatif.

a. Un filament protéique, composé de flagelline, est attaché à un axe protéique qui traverse un manchon dans la membrane externe et un orifice dans l'assise de peptidoglycane jusqu'à des anneaux protéiques ancrés dans la paroi cellulaire et à la membrane plasmique, comme des anneaux de roulements à billes. L'axe tourne quand l'anneau protéique interne qui lui est fixé se déplace par rapport à l'anneau externe fixé à la paroi cellulaire. L'anneau interne est un canal ionique H^+ , une pompe à protons utilisant le flux de protons orienté vers la cellule pour activer le mouvement de l'anneau interne par rapport à l'externe. L'ancrage du flagelle est le corps de base. **b.** Photomicrographie électronique d'un flagelle bactérien.

28.3 Génétique des procaryotes

Un nucléoïde. Les procaryotes n'ont pas de noyaux et généralement pas de chromosomes linéaires. Leurs gènes sont codés dans un seul anneau bicaténaire d'ADN fortement condensé dans une région apparente de la cellule, le **nucléoïde**. Beaucoup de cellules procaryotes possèdent aussi des plasmides, déjà décrits comme petits anneaux d'ADN qui se répliquent indépendamment. Les plasmides ne renferment que quelques gènes qui peuvent conférer un avantage sélectif, mais ne sont pas essentiels à la survie de la cellule.

Des ribosomes. Les ribosomes procaryotes sont plus petits que ceux des eucaryotes et ils en diffèrent par leurs protéines et leur ARN. Des antibiotiques, comme la tétracycline et le chloramphénicol, peuvent cependant faire la différence – ils s'unissent aux ribosomes procaryotes et bloquent la synthèse protéique, mais ils ne s'unissent pas aux ribosomes eucaryotes.

Synthèse 28.2

Les trois formes de base des procaryotes sont en bâtonnets, sphérique et hélicoïdale. Les bactéries possèdent une paroi cellulaire avec peptidoglycane, qui détermine la coloration de Gram. Les bactéries gram positif ont une paroi plus épaisse que les bactéries gram négatif. Beaucoup possèdent en outre une capsule externe. Certaines bactéries possèdent des flagelles et des pili. Certaines peuvent former des endospores résistantes à la chaleur. Bien que les procaryotes soient dépourvus d'organites délimités par des membranes, l'intérieur de la cellule est organisé et peut avoir des invaginations de la membrane plasmique. L'ADN procaryote est localisé dans la région du nucléoïde.

- Quel serait le moyen le plus simple de voir si deux bactéries appartiennent à la même espèce ?

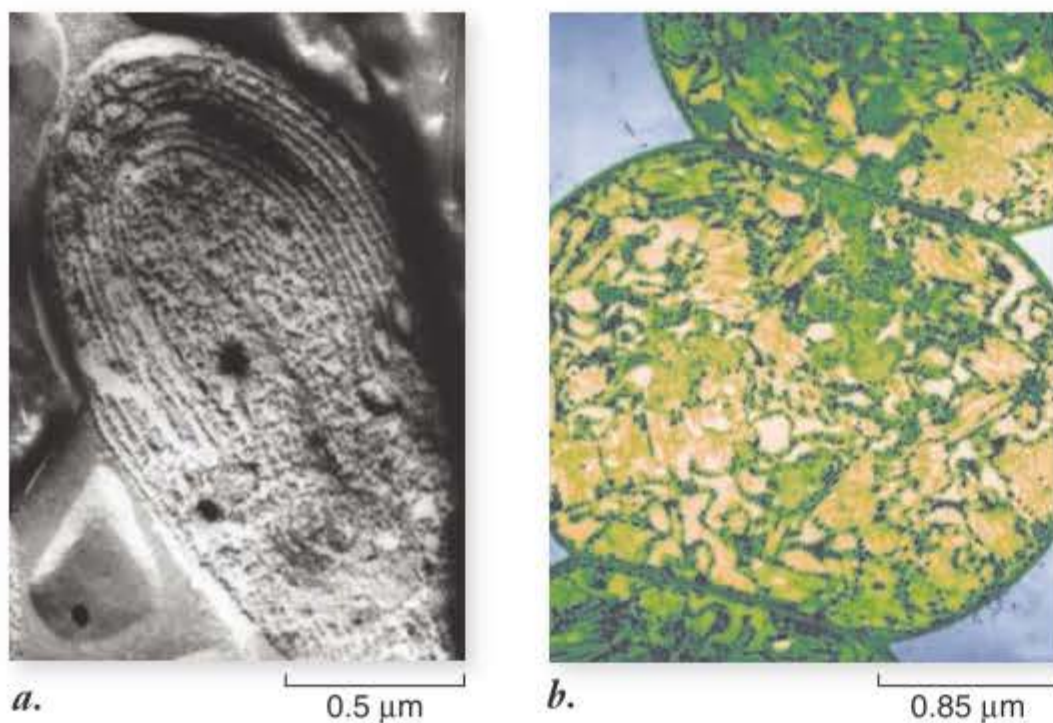


Figure 28.10 Les membranes internes des cellules procaryotes sont souvent complexes. *a.* Cette bactérie aérobique montre des membranes respiratoires étendues (longues courbes en bordure de la paroi cellulaire) dans leur cytoplasme, un peu comme dans les mitochondries. *b.* Cette cyanobactérie possède des membranes semblables à des thylakoïdes (ondulations en bordure et au centre) qui sont le site de la photosynthèse.

Objectifs

1. Montrer les mécanismes d'échange d'ADN chez les procaryotes.
2. Expliquer la carte des gènes d'*E. coli*.
3. Montrer comment la génétique explique l'expansion de la résistance aux antibiotiques.

Dans les populations à reproduction sexuée, les caractères sont transmis verticalement des parents aux enfants. Les procaryotes n'ont pas de reproduction sexuée, ils échangent cependant de l'ADN entre cellules différentes. Ce transfert horizontal de gènes passe par la **conjugaison**, qui implique un contact entre cellules, ou par des virus (*transduction*). Certaines espèces peuvent aussi prélever directement du matériel génétique dans leur environnement (*transformation*).

Tous ces mécanismes ont été observés chez les archées, mais l'étude génétique de ce groupe est encore dans son enfance à cause de la difficulté de cultiver la plupart des espèces. Nous nous concentrerons ici sur les systèmes bactériens, principalement *E. coli*, qui a été beaucoup étudié.

La conjugaison repose sur la présence d'un plasmide de conjugaison

Les plasmides peuvent coder des fonctions qui ne sont pas nécessaires à l'organisme, mais qui leur confèrent un avantage sélectif dans certains environnements. Par exemple, la résistance aux antibiotiques n'est pas nécessaire, mais elle est avantageuse en présence de l'antibiotique. Certains plasmides peuvent passer d'une cellule à une autre par conjugaison. Le plasmide transmissible le mieux connu est le plasmide F (facteur de fertilité) d'*E. coli* ; les cellules qui possèdent des **plasmides F** sont désignées comme cellules **F⁺** et les cellules qui n'en ont pas sont des cellules **F⁻**. Le plasmide F est une entité génétique indépendante qui ne dépend nullement de l'équipement cellulaire pour sa répllication. Les recherches sur le plasmide F ont joué un rôle essentiel pour notre connaissance actuelle de la génétique des bactéries et l'organisation du chromosome d'*E. coli*.

Transfert du plasmide F

Le plasmide F contient une origine de répllication de l'ADN et plusieurs gènes qui déclenchent son transfert à d'autres cellules. Ces gènes codent des sous-unités de protéines qui s'assemblent à la surface de la cellule bactérienne et forment un pilus creux nécessaire au transfert (figure 28.11*a*).

Le plasmide F s'unit d'abord à un site interne de la cellule **F⁺** exactement sous le pilus, qui est devenu un *pont de conjugaison*. Par une *répllication par déroulement*, le plasmide F commence à copier son ADN au point de fixation. Après la répllication, le brin unique déplacé du plasmide passe dans l'autre cellule. C'est donc un brin complémentaire qui est transféré et donne un nouveau plasmide F stable (figure 28.11*b*).

Recombinaison entre le plasmide F et le chromosome de l'hôte

Le plasmide F peut s'intégrer au chromosome de l'hôte par recombinaison. Ce processus est semblable au crossing-over (recombinaison)

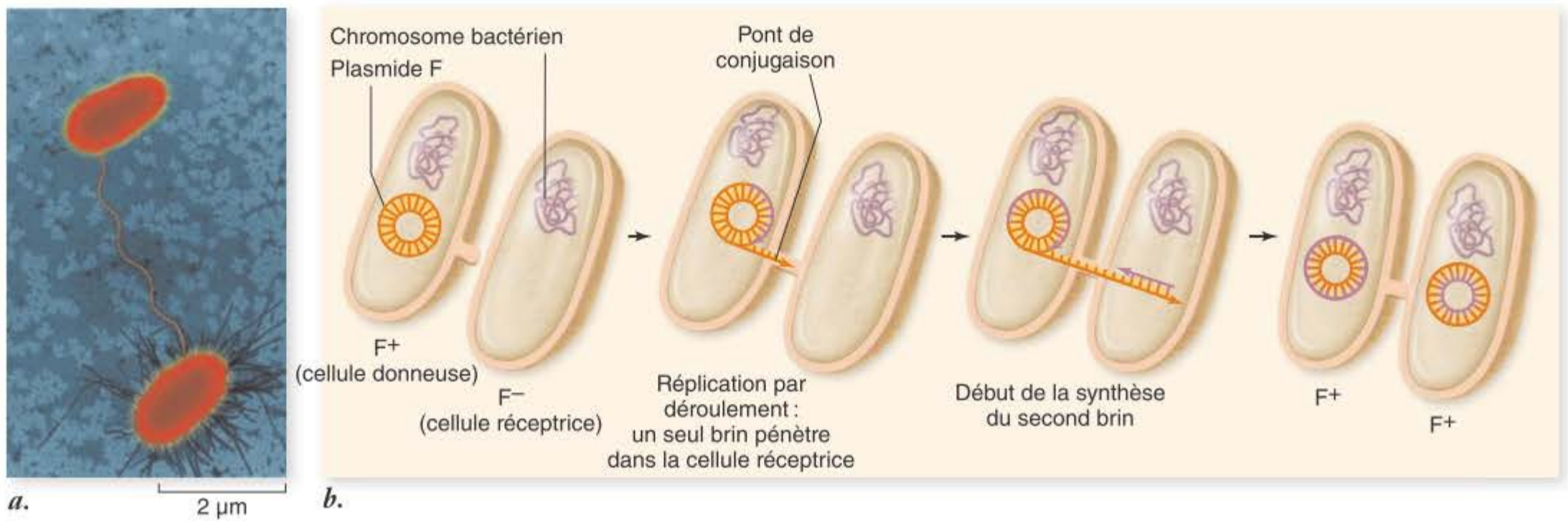


Figure 28.11 Pont de conjugaison et transfert du plasmide F entre cellules F⁺ et F⁻. *a.* Cette photomicrographie électronique montre deux cellules d'*E. coli* pendant la conjugaison. La connexion entre les cellules est un pilus allongé. *b.* Les cellules F⁻ sont transformées en cellules F⁺ par le transfert du plasmide F. Les cellules sont réunies par un pont de conjugaison, le plasmide se réplique dans la cellule donneuse et un des brins se déplace. Ce brin est transféré à la cellule réceptrice, puis se réplique. Après le transfert, la cellule réceptrice devient une cellule F⁺ capable d'exprimer les gènes du pilus F et de fonctionner comme donneuse.

observé pendant la méiose des eucaryotes (voir chapitre 13). On parle aussi de recombinaison homologue, parce qu'elle implique des régions homologues de l'ADN. Dans le cas du plasmide F, il y a des régions homologues du chromosome d'*E. coli*, appelées séquences d'insertion (SI). La recombinaison entre le plasmide F et le chromosome intègre le plasmide au chromosome (figure 28.12). Ce processus utilise des protéines de l'hôte et dépend de la présence des éléments SI. Ces éléments SI sont en réalité des éléments transposables qui sont probablement passés du chromosome au plasmide F.

Une cellule contenant un plasmide F intégré est désignée comme une **cellule Hfr**, pour haute fréquence de recombinaison, parce que le transfert du plasmide F entraînera désormais celui de l'ADN chromosomique. Le transfert par Hfr ne concerne généralement qu'une partie du chromosome et du plasmide. L'origine du transfert se situe en effet au milieu du plasmide intégré, ce qui implique que tout le chromosome doit migrer pour que le plasmide F soit entièrement transféré. Cela prend environ 100 minutes, et le pont de conjugaison est généralement rompu plus tôt. Il en résulte un transfert de portions du chromosome donneur pouvant prendre la place de régions du chromosome récepteur par deux recombinaisons entre le fragment donneur et le chromosome, rappelant un double crossing-over à la méiose.

Les généticiens ont tiré profit de ce processus pour cartographier les gènes du chromosome d'*E. coli*. Le transfert des gènes est progressif : le transfert d'une région est d'autant plus tardif que les gènes sont éloignés de l'origine du transfert. Si l'on interrompt expérimentalement l'appariement à des moments différents, on peut cartographier les gènes en se basant sur le moment de leur entrée (figure 28.13). On peut détecter l'entrée des gènes en choisissant un donneur avec des allèles de type sauvage qui remplacent les allèles mutants du récepteur. Ces expériences ont montré que la carte chromosomique d'*E. coli* est circulaire ; les minutes étant utilisées comme unités, la longueur de l'ensemble du chromosome atteint 100 minutes.

Le plasmide F peut aussi se séparer par une inversion du processus d'intégration (voir figure 28.12). Si l'excision est incorrecte, le plasmide F peut prendre avec lui une partie de l'ADN chromosomique et donner ainsi un plasmide F'. Le transfert normal de ce plasmide F' don-

nera une cellule diploïde pour le matériel transporté par le plasmide. Ces diploïdes partiels sont utilisés en génétique bactérienne classique avec divers objectifs.

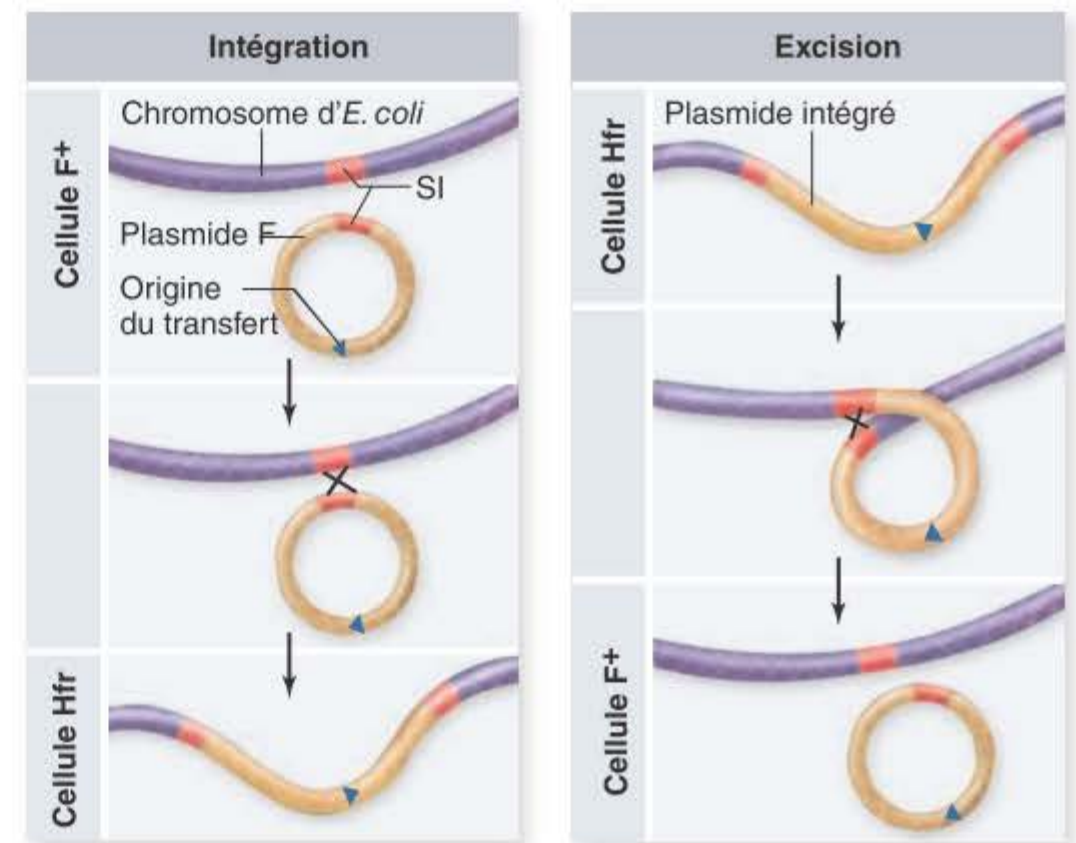


Figure 28.12 Intégration et excision du plasmide F. Le plasmide F contient de courtes séquences d'insertion présentes également dans le chromosome. Le plasmide peut ainsi s'apparier au chromosome et une recombinaison entre les deux anneaux donne un anneau plus grand. Le plasmide est alors intégré au chromosome et l'on obtient une cellule Hfr, comme on le voit à gauche. Ce processus est réversible parce que les séquences d'insertion du plasmide intégré peuvent s'apparier et l'on reviendra à deux anneaux après une recombinaison, et Hfr redeviendra une cellule F⁺ comme on le voit à droite.

Analyse de données Si l'excision d'un plasmide n'est pas précise et si de l'ADN d'*E. coli* se trouve dans le plasmide F, quelles seraient les conséquences du transfert de ce plasmide à une autre cellule ?

Les virus transfèrent l'ADN par transduction

Les bactériophages peuvent aussi effectuer un transfert horizontal d'ADN. Dans la **transduction généralisée**, pratiquement tous les gènes peuvent être transférés entre cellules ; dans la **transduction spécialisée**, quelques gènes seulement sont transférés.

La transduction généralisée

On peut considérer la transduction généralisée comme un accident de la biologie de certains types de phages lytiques (voir chapitre 27). Dans ces virus, après la réplication du génome viral et la construction de la tête, le mécanisme de remplissage du phage bourre l'ADN dans la tête jusqu'à ce que plus rien ne puisse y entrer. Parfois, le phage commence par de l'ADN bactérien à la place de celui du phage et emmagasine cet ADN dans une tête de phage (figure 28.14). Quand cette particule virale infecte une autre cellule, elle y injecte l'ADN bactérien au lieu d'un ADN viral. Cet ADN peut ensuite s'incorporer au chromosome de la cellule réceptrice par recombinaison homologue. Comme lors du transfert par des cellules Hfr, deux recombinaisons sont nécessaires pour intégrer un fragment linéaire d'ADN au chromosome circulaire (figure 28.14).

On a également utilisé la transduction généralisée pour établir la carte d'*E. coli*, bien que le principe soit différent de la conjugaison. Dans la transduction, deux gènes ont d'autant plus de chance d'être transférés ensemble qu'ils sont plus proches. On peut l'exprimer mathématiquement par une *fréquence de cotransduction*. La corrélation entre les cartes obtenues par les deux méthodes permet une conversion empirique entre fréquence de cotransduction et minutes sur la carte génétique.

La transduction spécialisée

La transduction se limite aux phages avec un cycle lysogénique (voir chapitre 27). Le prototype de ce phage est le phage λ d'*E. coli*. Quand λ infecte une cellule et que son génome s'intègre au chromosome de l'hôte, il ne détruit pas la cellule, mais il est transmis par la division cellulaire. Cette intégration est la même que celle du plasmide F mais, dans le cas de λ , la recombinaison est un événement spécifique pour un site et induit par des protéines codées dans le prophage.

À ce stade, le phage est dormant, c'est un prophage. Ce prophage code les fonctions nécessaires à son excision éventuelle, à la lyse et à la mort de la cellule. Si cette excision est imprécise, une partie de l'ADN bactérien peut être emportée. Les phages ainsi produits transportent en même temps des gènes de phage et chromosomiques, contrairement à la transduction généralisée, où les phages ne portent que de l'ADN chromosomique.

La tête du phage ne pouvant transporter que la quantité d'ADN présente dans le génome du phage, l'excision imprécise entraîne la délétion de gènes du phage. Dans la transduction spécialisée, le phage peut être déficient si les gènes nécessaires à sa croissance ont été perdus.

Lors de la transduction spécialisée, les particules de phage peuvent s'intégrer au chromosome exactement comme le phage normal, et la cellule devient aussi diploïde pour les gènes portés par le phage. Les particules capables de s'intégrer comme prophages peuvent s'intégrer dans le génome de l'hôte si les gènes nécessaires à l'excision sont mutés ou perdus. Le génome d'*E. coli* renferme plusieurs de ces prophages cryptiques, dont certains codent des fonctions importantes pour la cellule et peuvent être considérés maintenant comme faisant partie du génome de l'hôte.

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

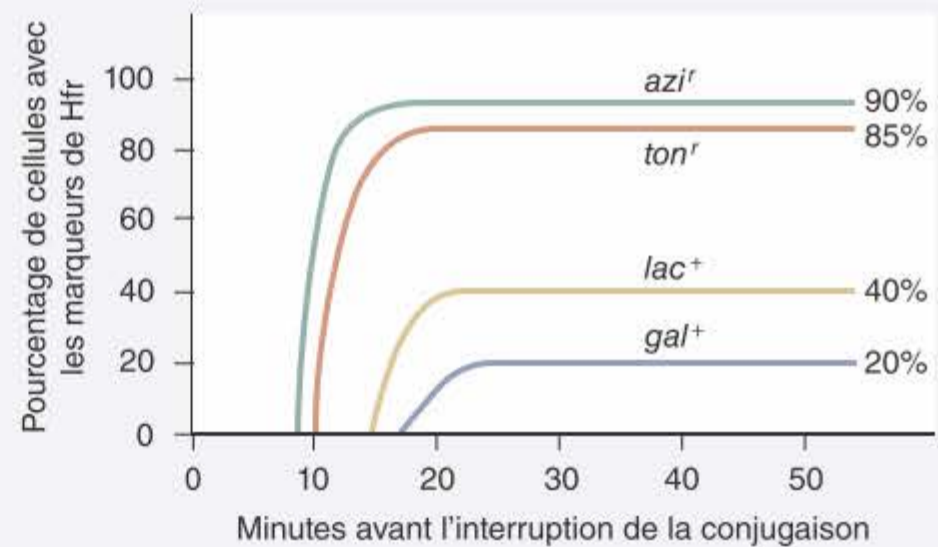
Hypothèse: la conjugaison avec des souches Hfr implique le transfert linéaire de l'information de la cellule donneuse à la réceptrice.

Prediction: s'il y a transfert linéaire de l'information, les différents marqueurs devraient apparaître les uns après les autres.

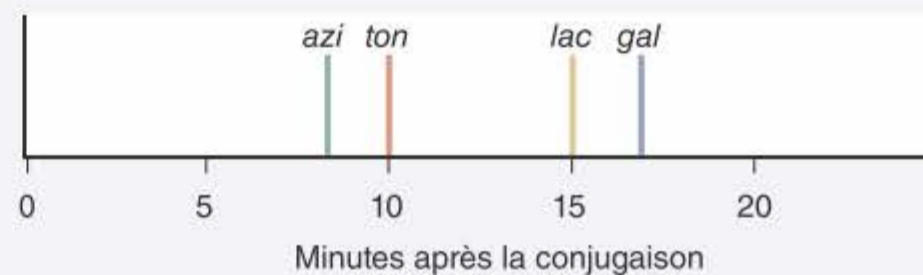
Test: les souches en cours de conjugaison sont agitées à des moments déterminés pour briser les ponts de conjugaison, puis mises en culture pour déterminer leur génotype..



Résultats de la conjugaison interrompue



Carte génétique



Résultat: les différents gènes de la souche donneuse apparaissent dans le temps.

Conclusion: le transfert de l'information génétique est linéaire. On peut se servir de cette séquence pour construire une carte génétique des gènes sur le chromosome.

Autres expériences: d'autres types d'échange d'ADN peuvent-ils aussi servir à la construction de cartes génétiques ?

Figure 28.13 On peut construire une carte génétique en interrompant la conjugaison.

La transformation est un transfert direct d'ADN depuis l'environnement

La transformation est un processus naturel chez certaines espèces, comme les bactéries étudiées par Frederick Griffith (voir chapitre 14). Griffith a découvert ce processus sans savoir quel élément chimique était

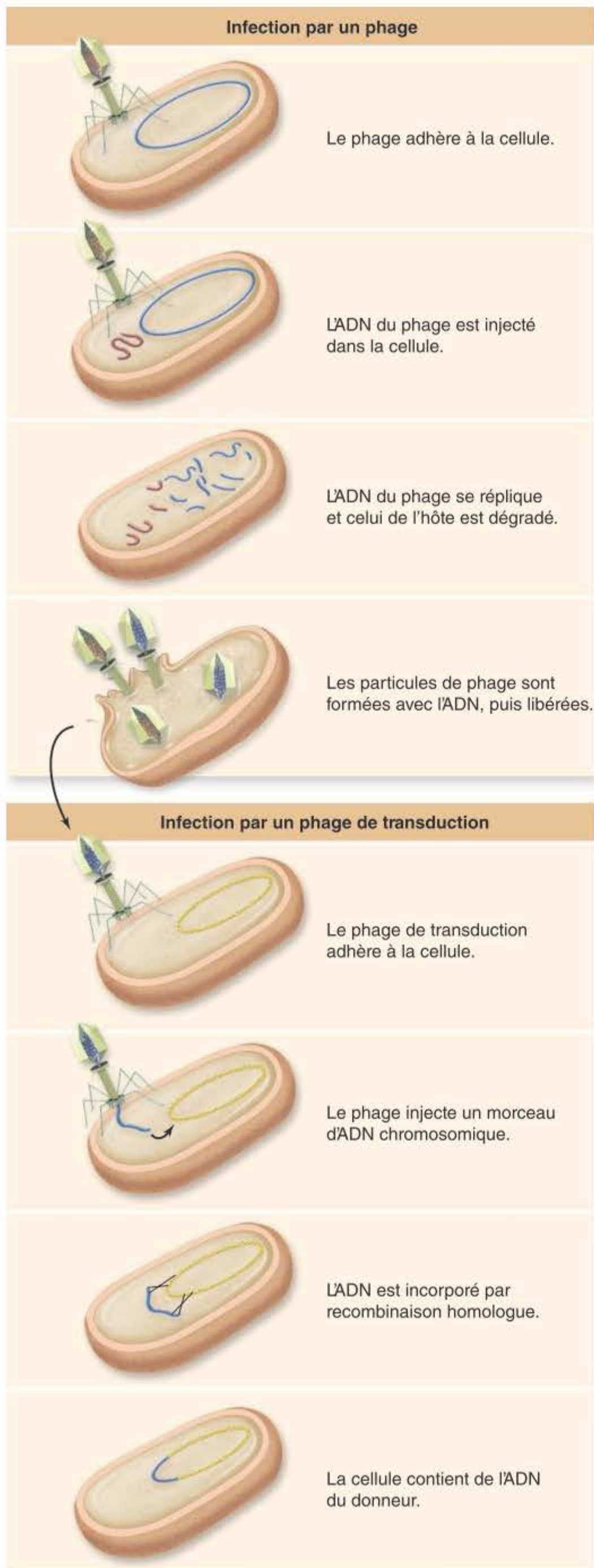


Figure 28.14 Transduction généralisée. Quand certains phages infectent les cellules, ils découpent l'ADN de l'hôte en morceaux. Quand les phages emballent leur ADN, ils peuvent prendre de l'ADN de l'hôte au lieu de celui du phage et donner un phage transducteur, comme on le voit en haut. Quand un phage transducteur infecte une cellule, il injecte l'ADN de l'hôte, qui peut s'intégrer au génome de la nouvelle cellule par recombinaison homologue. Avec un fragment linéaire d'ADN, il faut deux recombinaisons pour remplacer l'ADN chromosomique par celui qui provient de la transduction, comme on le voit en bas. Si le nouvel allèle est différent de l'ancien, le phénotype de la cellule sera modifié.

transféré. On a une transformation quand une cellule bactérienne est morte et détruite, et que les fragments de son ADN se sont répandus dans le milieu. Cet ADN peut être repris par une autre cellule et incorporé à son génome, qui est ainsi transformé (figure 28.15). Quand ce transfert a lieu en nature, on parle de transformation naturelle. On trouve une transformation naturelle chez certaines espèces de bactéries gram positif et gram négatif mais les mécanismes semblent différents dans les deux groupes.

Toutes les protéines intervenant dans la transformation naturelle sont codées par le chromosome bactérien. La transformation naturelle semble donc être le seul mécanisme d'échange d'ADN ayant évolué à partir de l'équipement cellulaire normal. On peut considérer les transferts d'ADN chromosomique par conjugaison ou transduction comme des accidents dans la biologie des plasmides ou des phages.

La transformation est également importante pour le clonage moléculaire, mais il n'y a pas de transformation naturelle chez *E. coli*. Quand on effectue une transformation en laboratoire, il s'agit d'une transformation artificielle. Celle-ci est utile pour le clonage et les manipulations de l'ADN (voir chapitre 17).

Les plasmides de résistance peuvent transférer la résistance aux antibiotiques

Certains plasmides de conjugaison prélèvent des gènes de résistance aux antibiotiques et deviennent des plasmides de résistance, ou **plasmides R**. Le transfert rapide de nouveaux gènes de résistance aux antibiotiques par les plasmides a été un facteur important dans l'apparition de souches résistantes de l'agent pathogène *Staphylococcus aureus* dont il va être question dans cette section.

Les plasmides de résistance acquièrent souvent les gènes de résistance aux antibiotiques par des éléments transposables (voir chapitre 18). Ces éléments peuvent passer d'un chromosome à un autre ou d'un plasmide à un chromosome et inversement, et ils peuvent transférer ainsi des gènes de résistance aux antibiotiques. Si un plasmide de conjugaison reçoit un de ces gènes, la bactérie qui le porte possède un avantage sélectif en présence de ces antibiotiques.

Un exemple important pour la santé humaine est celui des entérobactériacées, famille de bactéries à laquelle appartient la bactérie de l'intestin *E. coli*. Cette famille comprend beaucoup de bactéries pathogènes, comme les organismes responsables de la dysenterie, de la typhoïde et d'autres maladies graves. Parfois, une partie du matériel génétique de ces espèces pathogènes est échangé ou transféré à *E. coli* par des plasmides ou des bactériophages. En raison de son abondance dans le tube digestif humain, *E. coli* représente un risque particulier s'il acquiert des caractères nuisibles, comme on l'a vu lors d'épidémies de la souche O157 : H7 d'*E. coli* d'origine alimentaire. L'infection par cette

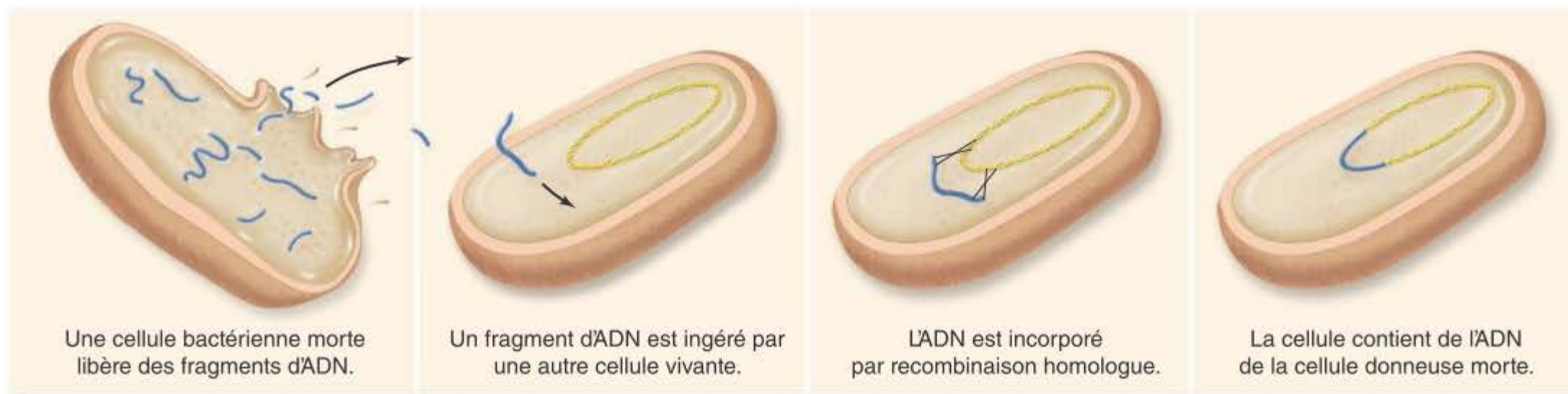


Figure 28.15 Transformation naturelle. On trouve une transformation naturelle quand une cellule meurt et libère son contenu dans l'environnement. Cet ADN est généralement fragmenté et de petits morceaux peuvent être repris par d'autres cellules vivantes. Cet ADN ingéré peut remplacer l'ADN chromosomique par recombinaison homologue comme dans la conjugaison et la transduction. Si le nouvel ADN contient des allèles différents de ceux du chromosome, le phénotype de la cellule change et donne éventuellement un avantage sélectif.

souche peut entraîner une maladie grave. Il s'agit d'une nouvelle souche d'*E. coli* qui a acquis des gènes de virulence. Il semble que la transduction et l'acquisition d'un grand plasmide de virulence par conjugaison soient toutes deux en cause.

Les mutations peuvent aussi être une source de variation

Comme chez tous les organismes, des mutations peuvent apparaître spontanément chez les bactéries à la suite d'erreurs pendant la réplication de l'ADN. Certains facteurs, en particulier ceux qui produisent des dégâts dans l'ADN, comme les radiations, la lumière ultraviolette et diverses substances chimiques, augmentent la probabilité des mutations.

Une bactérie classique comme *E. coli* possède environ 5000 gènes. Il est très probable qu'une mutation se produira par hasard une fois pour un million de copies d'un gène. Avec 5000 gènes dans une bactérie, on peut s'attendre à ce qu'une bactérie sur 200 subisse une mutation (figure 27.7). En présence d'une alimentation adéquate, une population d'*E. coli* peut doubler en 20 minutes. À cause de cette multiplication rapide des bactéries, les mutations peuvent se répandre rapidement dans une population et modifier ses propriétés en relativement peu de temps.

En laboratoire, les bactéries sont cultivées sur différents substrats, ou *milieux de culture*, en fonction de leurs exigences. Pour des espèces particulières, le milieu qui ne contient que les nutriments requis pour la croissance du type sauvage est le milieu *minimum*. Un mutant qui ne peut plus survivre sur ce milieu et a besoin de suppléments particuliers, comme un acide aminé, est un **auxotrophe**.

La faculté des procaryotes de se modifier rapidement en réponse à de nouveaux défis a souvent des conséquences négatives pour les humains. Plusieurs souches de la bactérie *Staphylococcus aureus* (staphylocoque doré) résistantes aux antibiotiques ont été observées en milieu hospitalier. Plus récemment, on les a retrouvées en dehors de ces milieux.

Les souches qui causent le plus de souci sont les **staphylocoques dorés résistants à la vancomycine**. Elles semblent être apparues rapidement par mutation et elles sont dangereuses parce que la vancomycine

est le médicament de la dernière chance ; de ce fait, ces souches et les infections qu'elles provoquent sont très difficiles à arrêter. Les infections par *Staphylococcus* sont un excellent exemple de la manière dont les mutations et une forte sélection peuvent entraîner une modification rapide des populations bactériennes.

Les systèmes CRISPR procurent une immunité adaptative aux procaryotes

Les procaryotes disposent d'une série de défenses naturelles contre l'infection virale, comme les systèmes restriction-modification (source des endonucléases de restriction) et les systèmes toxine-antitoxine. Depuis le développement de la génomique, l'examen de nombreux génomes procaryotes a mis en évidence une structure de séquences répétées avec des « régions séparatrices » appelées CRISPR, pour *clustered regularly interspaced short palindromic repeats* (courtes répétitions palindromiques groupées et régulièrement espacées). On les a récemment identifiées comme une forme d'immunité adaptative à l'égard de l'infection virale. En réaction à une attaque virale, les bactéries et les archées intègrent de courts segments d'acide nucléique viral dans ces CRISPR, puis les utilisent pour produire un ARN qui peut servir de guide à un complexe capable de dégrader l'acide nucléique viral. Comme les endonucléases de restriction, le système CRISPR est utilisé par les biologistes moléculaires pour l'édition des génomes (voir chapitre 17).

En 2012, on avait trouvé des locus CRISPR dans 48 % des génomes de bactéries et dans 95 % des génomes d'archées séquencés. Quelques-uns d'entre eux seulement ont été étudiés en détail mais, quand ils l'ont été, on a trouvé trois types de systèmes avec une même fonction : l'incorporation d'une information génétique provenant de l'infection, puis son utilisation pour la destruction de l'information génétique étrangère. Ces systèmes peuvent cibler les acides nucléiques du plasmide et du virus, et correspondre à une forme primitive d'immunité adaptative. La masse énorme de cellules procaryotes présente dans pratiquement tous les milieux, représente une très forte pression de sélection en faveur d'un système capable de reconnaître une infection antérieure.

Synthèse 28.3

L'échange d'ADN procaryote est horizontal, d'une cellule donatrice à une réceptrice. L'ADN peut s'échanger par conjugaison via des plasmides, par transduction via des virus et par transformation par introduction directe de l'ADN de l'environnement. On peut utiliser expérimentalement ces formes d'échange d'ADN pour la cartographie des gènes. La diversité des procaryotes peut aussi provenir de mutations. L'application intensive des antibiotiques entraîne la sélection d'organismes résistants. Les gènes de résistance peuvent être transférés et répandre rapidement la résistance.

- Quelle est la différence entre le transfert de l'information génétique chez les bactéries et la sexualité des eucaryotes ?

28.4 Métabolisme des procaryotes.

Objectifs

1. Décrire les différents moyens dont disposent les procaryotes pour se procurer l'énergie et le carbone.
2. Expliquer comment des protéines bactériennes peuvent causer des maladies chez les humains.

La diversité des procaryotes est plus manifeste au niveau biochimique que morphologique. On a trouvé des types de métabolisme très divers chez les procaryotes, particulièrement en ce qui concerne l'accès à l'énergie et le carbone.

Les procaryotes disposent de quatre moyens pour se procurer l'énergie et le carbone

Les procaryotes ont acquis par évolution de nombreux mécanismes pour se procurer l'énergie et le carbone nécessaires à leur croissance et à leur reproduction. Beaucoup sont des *autotrophes* qui trouvent leur carbone dans le CO₂ inorganique. D'autres procaryotes sont des *bétérotrophes* qui trouvent au moins une partie de leur carbone dans des molécules organiques comme le glucose. En fonction de la manière dont ils se procurent l'énergie, on classe comme suit les autotrophes et les hétérotrophes :

Les photoautotrophes. Beaucoup de bactéries sont photosynthétiques, elles utilisent l'énergie solaire pour fabriquer des molécules organiques à partir du dioxyde de carbone. Les **cyanobactéries** utilisent la chlorophylle *a* comme pigment clé pour la capture de la lumière et H₂O comme donneur d'électrons, libérant l'oxygène gazeux comme sous-produit. Elles sont donc oxygéniques et leur photosynthèse est très proche de celle des algues et des plantes.

D'autres bactéries utilisent la bactériochlorophylle comme pigment pour capter la lumière et H₂S comme donneur d'électrons, libérant du soufre comme sous-produit. Ces bactéries ne produisent pas d'oxygène et leur photosynthèse est plus simple. Ce sont les bactéries pourpres et les bactéries sulfureuses vertes.

Des archées effectuent aussi la photosynthèse, sous la forme la plus simple que l'on connaisse. Une seule protéine

intervient, c'est la bactériorhodopsine, qui utilise l'énergie de la lumière pour faire passer des protons au travers d'une membrane. La force motrice protonique qui en résulte est utilisée pour la synthèse de l'ATP. Des recherches récentes sur la diversité microbienne dans les écosystèmes marins basées sur le séquençage de l'ADN ont découvert une nouvelle famille de rhodopsine, la protéorhodopsine. D'abord trouvées dans une espèce bactérienne, ces protéorhodopsines sont très répandues, dans des espèces de bactéries, d'archées et même d'algues. Il est donc possible que la photosynthèse, dans les systèmes marins, soit plus répandue et plus complexe qu'on ne l'avait pensé.

Les chimiolithoautotrophes. Certains procaryotes obtiennent leur énergie par oxydation de substances inorganiques. Les bactéries nitrifiantes, par exemple, oxydent l'ammonium ou les nitrites pour obtenir de l'énergie et produisent les nitrates utilisés par les plantes. Ce processus est la **nitrification** ; il est essentiel dans les écosystèmes terrestres parce que les plantes absorbent l'azote principalement sous la forme de nitrate.

D'autres chimiolithoautotrophes oxydent le soufre, l'hydrogène gazeux et d'autres molécules inorganiques. Dans l'obscurité des fonds océaniques, à des profondeurs de 2500 m, des écosystèmes entiers reposent sur des procaryotes qui oxydent le sulfure d'hydrogène s'échappant des sources hydrothermales.

Les photohétérotrophes. Les bactéries pourpres et vertes non sulfureuses utilisent la lumière comme source d'énergie, mais trouvent leur carbone dans des molécules organiques, comme les glucides ou les alcools produits par d'autres organismes.

Les chimiohétérotrophes. La plupart des procaryotes prélèvent leurs atomes de carbone et leur énergie dans des molécules organiques. On y trouve les décomposeurs et la plupart des pathogènes. Les êtres humains et tous les eucaryotes non photosynthétiques sont aussi des chimiohétérotrophes.

Certaines bactéries peuvent s'attaquer directement à d'autres cellules

Les pathogènes invasifs du genre *Yersinia* peuvent introduire des protéines directement dans les cellules hôtes par une forme spécialisée de sécrétion. (*Yersinia pestis* est la bactérie responsable de la peste bubonique.) La plupart des protéines sécrétées par les bactéries gram négatif possèdent des séquences de signalisation spéciales qui leur permettent de passer au travers de la double membrane de la bactérie. Les protéines sécrétées par *Yersinia* ne possédaient pas de séquence de signalisation nécessaire à deux mécanismes de sécrétion connus. Il fallait donc que les protéines aient été sécrétées par un troisième type de système, que les chercheurs appelèrent le **système de type III**. Ce type de système fonctionne comme une sorte de seringue moléculaire permettant au pathogène d'injecter directement des protéines dans le cytoplasme des cellules hôtes.

Après avoir étudié d'autres espèces bactériennes, on a trouvé les gènes codant le système de type III chez d'autres pathogènes gram négatif d'animaux et même chez des pathogènes de plantes plus éloignés. Ces gènes semblent plus proches les uns des autres que ne le sont les bactéries. En outre, ils ressemblent à ceux qui codent les flagelles bactériens.

Ces protéines sont utilisées pour le transfert d'autres protéines de virulence, comme des toxines, dans les cellules eucaryotes voisines. En raison de la ressemblance des gènes de type III avec ceux qui codent les flagelles, les protéines de transfert peuvent produire une structure de type flagellaire qui décharge les protéines de virulence dans les cellules

hôtes. Dès qu'elles ont pénétré dans les cellules eucaryotes, les protéines de virulence peuvent induire la réponse de l'hôte au pathogène.

Chez *Yersinia*, les protéines sécrétées par le système de type III sont injectées dans les macrophages ; elles détruisent les signaux qui enjoignent aux macrophages de phagocyter les bactéries. *Salmonella* et *Shigella* se servent des protéines de type III pour pénétrer dans le cytoplasme des cellules eucaryotes et elles se protègent ainsi contre le système immunitaire de leur hôte. Les protéines sécrétées par certaines souches d'*E. coli* modifient le cytosquelette des cellules eucaryotes intestinales voisines et provoquent un renflement auquel les cellules bactériennes peuvent se fixer fermement.

Des bactéries sont des pathogènes de plantes coûteux

Bien que la majorité des pathogènes s'attaquant aux plantes commerciales soient des champignons, beaucoup de maladies dépendent de bactéries hétérotrophes spécifiques. Presque toutes les espèces végétales sont susceptibles à une ou plusieurs maladies bactériennes, comme les dépérissements, pourritures molles et flétrissures. Le feu bactérien, qui détruit les poiriers, les pommiers et des plantes apparentées, est un exemple bien connu de maladie bactérienne.

Les premiers symptômes de ces maladies sont divers, mais ils se manifestent souvent par des taches de taille diverse sur les tiges, les feuilles, les fleurs ou les fruits. La plupart des bactéries responsables de maladies des plantes appartiennent au groupe de bactéries en bâtonnet connu sous le nom de pseudomonades.

Synthèse 28.4

La diversité métabolique des procaryotes est étonnante, avec des espèces autotrophes et hétérotrophes. Les photoautotrophes utilisent la lumière comme source d'énergie ; les chimiolithoautotrophes oxydent des substances inorganiques. Les photohétérotrophes utilisent la lumière comme source d'énergie et des composés organiques comme source de carbone. Les chimiohétérotrophes utilisent des composés organiques comme source d'énergie et de carbone. Les bactéries pathogènes des animaux attaquent les cellules hôtes entre autres avec des protéines toxiques qui perturbent la réponse immunitaire de l'hôte.

- Pourquoi le métabolisme convient-il mieux que la morphologie pour caractériser les procaryotes ?

28.5 Maladies bactériennes chez les humains

Objectifs

1. Décrire des bactéries pathogènes communes chez l'homme.
2. Expliquer comment des bactéries peuvent causer des ulcères.
3. Identifier les maladies sexuellement transmissibles causées par des bactéries.

Au début du 20^{me} siècle, avant la découverte et l'application généralisée des antibiotiques, les maladies infectieuses tuaient près de 20 % des enfants des É.-U. avant l'âge de cinq ans. Les conditions sanitaires et les antibiotiques ont notablement amélioré la situation. Dans ces dernières années, cependant, nous avons vu apparaître ou réapparaître beaucoup de maladies bactériennes, comme le choléra, la lèpre, le tétanos, la pneumonie bactérienne, la coqueluche, la diphtérie et la maladie de Lyme (tableau 28.1). Des espèces du genre *Streptococcus* sont associées à la scarlatine, au rhumatisme articulaire aigu, à la pneumonie, à la « bactérie mangeuse de chair » et à d'autres infections. Une autre maladie bactérienne, la tuberculose, reste encore une cause importante de décès chez les humains dans le monde entier.

Les bactéries disposent de nombreux moyens pour se répandre dans les populations susceptibles. La tuberculose et beaucoup d'autres maladies bactériennes des voies respiratoires se répandent surtout par l'air, dans des gouttelettes de mucus ou de salive. Des maladies comme la fièvre typhoïde, la fièvre paratyphoïde et la dysenterie bactérienne sont disséminées par contamination fécale de la nourriture ou de l'eau. La maladie de Lyme et la fièvre éruptive des Montagnes Rocheuses se répandent chez les humains par les tiques.

La tuberculose a infecté les humains tout au long de leur histoire

La tuberculose (TB) est la maladie infectieuse la plus dangereuse après le SIDA au niveau mondial. Mais ce n'est pas un problème récent – il apparaît que les habitants de l'ancienne Égypte et de l'Amérique du Sud précolombienne mouraient de TB ; on a identifié le bacille de la TB (*Mycobacterium tuberculosis*) dans des momies préhistoriques. La TB affecte le système respiratoire et se transmet facilement de personne à personne par l'air.

Expansion de la tuberculose

Aujourd'hui, environ un tiers de la population terrestre est régulièrement exposé à *Mycobacterium tuberculosis*. En 2013, on a estimé que 9 millions de personnes ont été infectées et 1,3 million en sont mortes. Ces deux valeurs ont baissé, mais elles se stabilisent. Entre 1990 et 2013, la mortalité a diminué de 45 % et la prévalence de la TB a baissé de 41 %.

Depuis le milieu des années 1980, les États-Unis ont enregistré une recrudescence de la tuberculose. Le pic a été atteint au milieu des années 1990, puis on a observé une diminution, bien que ce déclin se stabilise. On a eu 9412 nouveaux cas de TB en 2014, 2,2 % de moins qu'en 2013.

Traitement de la tuberculose

La plupart des patients de la TB reçoivent, pendant six à douze mois, des antibiotiques multiples et coûteux. Des épidémies alarmantes de souches multirésistantes sont cependant apparues, aux États-Unis et dans le monde. Ces souches résistent à la plupart des meilleurs traitements disponibles. La tuberculose multirésistante est particulièrement préoccupante parce que son traitement est beaucoup plus long et coûteux. Elle a aussi plus de chance d'être mortelle.

Cette expansion de la TB multirésistante est probablement due à la très grande durée des traitements par les antibiotiques. Les patients cessent souvent de prendre les antibiotiques avant la fin du traitement et leur organisme est ainsi à la merci des bactéries résistantes aux médicaments.

TABLEAU 28.1 Maladies bactériennes importantes chez les humains

| Maladie | Pathogène | Vecteur/réservoir | Épidémiologie |
|---------------------------|--|--|---|
| Maladie du charbon | <i>Bacillus anthrax</i> | Animaux, y compris les peaux transformées | Infection bactérienne pouvant être transmise par contact ou ingestion. Rare, à l'exception d'épidémies sporadiques. Peut être mortel. |
| Botulisme | <i>Clostridium botulinum</i> | Aliments mal préparés, blessures | Contracté par ingestion ou contact avec une blessure. Produit une toxine puissante ; peut être mortel. |
| Chlamydie | <i>Chlamydia trachomatis</i> | Humains, maladie sexuellement transmissible (MST) | Infections urogénitales avec possibilité d'extension aux yeux et au système respiratoire. Présente dans tout le monde ; de plus en plus fréquente ces 30 dernières années. |
| Choléra | <i>Vibrio cholerae</i> | Fèces humaines, association avec le plancton marin | Provoque une diarrhée grave qui peut conduire à la mort par déshydratation ; mortalité maximale de 50 % si la maladie n'est pas traitée. Risque grave en cas de surpopulation et de mauvaises conditions sanitaires ; après le tremblement de terre de Haïti en 2010, 180 000 infections en 70 jours seulement. |
| Caries dentaires | <i>Streptococcus mutans</i> , <i>Streptococcus sobrinus</i> | Humains | Une forte accumulation de ces bactéries à la surface des dents provoque la sécrétion d'acides qui s'attaquent aux minéraux de l'émail dentaire ; le sucre seul ne provoque pas de caries. |
| Diphthérie | <i>Corynebacterium diphtheriae</i> | Humains | Inflammation aiguë et lésion des membranes muqueuses. Se répand par contact avec un individu infecté. Vaccin disponible. |
| Gonorrhée | <i>Neisseria gonorrhoeae</i> | Seulement les humains | MST, en expansion dans le monde. Généralement non mortelle. |
| Maladie de Hansen (lèpre) | <i>Mycobacterium leprae</i> | Humains, tatous sauvages | Infection chronique de la peau ; 10-12 millions de malades dans le monde, surtout en Asie du sud-est. Se répand par contact avec des individus infectés. |
| Maladie de Lyme | <i>Borrelia burgdorferi</i> | Tiques, cervidés, petits rongeurs | Se répand par la morsure d'une tique infectée. Lésion suivie de malaise, fièvre, fatigue, douleur, raideur de la nuque et mal de tête. |
| Ulcères gastro-duodénaux | <i>Helicobacter pylori</i> | Humains | D'abord attribués au stress ou à l'alimentation, la plupart des ulcères peptiques semblent actuellement causés par cette bactérie ; c'est une bonne nouvelle pour ceux qui en souffrent parce qu'ils peuvent être traités par antibiotiques. |
| Peste | <i>Yersinia pestis</i> | Puces des petits rongeurs : rats et écureuils | A tué un quart de la population de l'Europe au 14 ^e siècle ; aujourd'hui endémique dans les populations de rongeurs sauvages de l'ouest des É.-U. |
| Pneumonie | <i>Streptococcus</i> , <i>Mycoplasma</i> , <i>Chlamydia</i> , <i>Haemophilus</i> | Humains | Infection aiguë des poumons ; souvent mortelle sans traitement. Il existe un vaccin pour la pneumonie à streptocoques. |
| Tuberculose | <i>Mycobacterium tuberculosis</i> | Humains | Infection bactérienne aiguë des poumons, de la lymphe et des méninges. Son incidence a augmenté, mais elle diminue actuellement. Les infections sont compliquées à cause de l'existence de souches bactériennes résistantes aux antibiotiques. |
| Fièvre typhoïde | <i>Salmonella typhi</i> | Humains | Maladie bactérienne systémique à l'échelle du globe. Moins de 500 cas par an sont signalés aux É.-U. La maladie se répand par l'eau ou les aliments contaminés (comme les fruits et légumes mal lavés). Vaccins disponibles pour les voyageurs. |
| Typhus | <i>Rickettsia typhi</i> | Poux, puces du rat, humains | Dans le passé, tueur majeur en cas de surpopulation et mauvaises conditions sanitaires ; transmis d'homme à homme par la piqûre de poux et de puces infectés. Le pic de mortalité atteint 70 % en l'absence de traitement. |

Pour le traitement et le contrôle de la tuberculose, le principe de base consiste à s'assurer que tous les malades suivent un traitement médical complet afin d'éliminer toutes les bactéries responsables de l'infection et d'empêcher le développement de souches résistantes aux médicaments. De gros efforts ont été consentis pour s'assurer que les individus à haut risque qui sont infectés, mais ne sont pas encore malades, reçoivent une thérapie préventive sous observation. Ces programmes sont efficaces à 90 % pour réduire le risque de développer une tuberculose active et de la répandre. Ces efforts sont efficaces, puisque la maladie a diminué de 3,3 % de 2006 à 2007 aux États-Unis.

Les biofilms bactériens sont responsables des caries dentaires

Des bactéries et d'autres organismes peuvent former des cultures mixtes sur certaines surfaces extrêmement difficiles à traiter. Sur les dents, ce biofilm, ou plaque, consiste surtout en cellules bactériennes entourées d'une matrice de polysaccharides. La plupart des bactéries de la plaque dentaire sont des cellules filamenteuses ou en bâtonnet classées dans différentes espèces d'*Actinomyces*, qui se développent perpendiculairement à la surface de la dent. Beaucoup d'autres espèces bactériennes se trouvent aussi dans la plaque.

La carie dentaire est provoquée par les bactéries présentes dans la plaque, qui persistent surtout dans les endroits d'accès difficile pour la brosse à dents. Une alimentation riche en sucres simples est particulièrement nuisible pour les dents parce que certaines bactéries, principalement *Streptococcus sanguis* et *S. mutans*, fermentent les sucres en acide lactique. Cet acide abaisse le pH aux alentours de la plaque et altère la structure de l'hydroxyapatite qui durcit l'émail des dents. Après la dégénérescence de l'émail, la matrice molle qui reste est vulnérable aux attaques des bactéries.

Les bactéries peuvent provoquer des ulcères

Les bactéries peuvent aussi être une cause de maladies qui, au premier abord, ne paraissent pas provenir d'infections. L'ulcère peptique est dû à

des lésions du tube gastro-intestinal en contact avec l'acide peptique. Les ulcères peuvent être provoqués par des médicaments, comme les anti-inflammatoires non stéroïdes, ainsi que par certaines tumeurs du pancréas entraînant une sécrétion accrue d'acide peptique. En 1982, on a isolé une bactérie, *Campylobacter pylori* (actuellement *Helicobacter pylori*) des liquides gastriques. Il est de plus en plus clairement démontré que cette bactérie est en réalité le responsable de la majorité des cas d'ulcère peptique.

Les traitements antibiotiques peuvent maintenant éliminer *H. pylori* et faire disparaître la cause de la maladie, et pas seulement les symptômes. La découverte du rôle de cette espèce bactérienne montre comment une maladie qui ne semble pas liée à une infection peut en fait provenir d'une infection cryptique (inconnue).

Beaucoup de maladies sexuellement transmissibles sont bactériennes

Plusieurs bactéries provoquent des maladies sexuellement transmissibles (MST). Trois sont particulièrement importantes : la gonorrhée, la syphilis et la chlamydie (figure 28.15).

La gonorrhée

La gonorrhée est une des plus importantes maladies transmissibles en Amérique du Nord. Provoquée par la bactérie *Neisseria gonorrhoeae*, elle peut se transmettre par les rapports sexuels ou par tout autre contact sexuel impliquant des échanges de fluides corporels, comme les rapports oraux et anaux. Elle peut aussi passer de la mère à l'enfant à l'accouchement par l'utérus.

La fréquence de la gonorrhée a décliné aux États-Unis, mais ce déclin paraît stabilisé. Elle constitue encore un risque sérieux à l'échelle du globe. L'apparition de souches de *N. gonorrhoeae* résistantes aux antibiotiques est particulièrement inquiétante.

La syphilis

La syphilis, MST très destructive, a autrefois été dominante, mais elle est aujourd'hui moins répandue grâce aux tests sanguins et aux antibiotiques. Elle est provoquée par un spirochète, *Treponema pallidum*, transmis au cours des rapports sexuels ou par contact direct avec un chancre ouvert dû à la syphilis. La bactérie peut aussi se transmettre de la mère au fœtus, provoquant souvent des dommages au cœur, aux yeux et au système nerveux du bébé.

Introduite dans le corps, la maladie progresse par quatre stades. Le premier, ou stade primaire, est caractérisé par l'apparition de chancres, petites plaies indolores, passant souvent inaperçues. Le chancre ressemble à une cloque et survient à l'endroit où la bactérie a pénétré dans l'organisme, environ trois semaines après l'exposition. Ce stade de la maladie est très contagieux et l'individu infecté peut involontairement transmettre la maladie à d'autres. Cette lésion se cicatrise sans traitement après quatre semaines environ, faisant croire à une guérison, mais la bactérie reste dans l'organisme.

Le second stade de la syphilis, ou syphilis secondaire, est marqué par une éruption, des douleurs à la gorge et des plaies à la bouche. À ce stade, la bactérie peut se transmettre par baiser ou par contact avec une lésion ouverte. C'est à ce moment que la maladie entre dans son troisième stade, une période de latence. Cette période de latence ne montre pas de symptômes et peut durer des années. À ce stade, la personne n'est plus infectieuse, mais les bactéries restent dans l'organisme et s'attaquent aux organes internes.

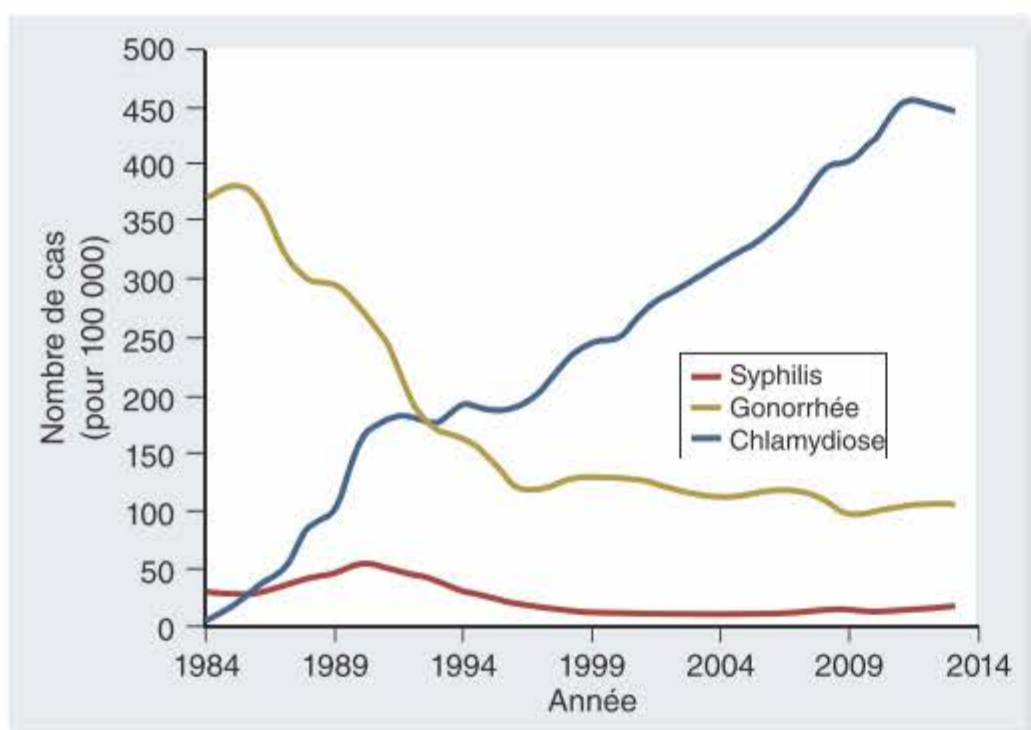


Figure 28.16 Évolution des maladies sexuellement transmissibles aux États-Unis.

Question Comment expliquer l'augmentation d'une MST (la chlamydie) et la diminution d'une autre (la gonorrhée) ?

Le stade final est le plus débilant, quand les dommages provoqués au troisième stade par les bactéries deviennent apparents. À ce stade de la syphilis, les malades souffrent de maladies cardiaques, déficiences mentales et problèmes nerveux pouvant entraîner la perte des fonctions motrices et la cécité.

La chlamydie

La *chlamydie* est provoquée par une bactérie inhabituelle. Génétiquement, *Chlamydia trachomatis*, est une bactérie, mais elle est obligatoirement un parasite intracellulaire et donc, de ce point de vue, très semblable à un virus. Elle est susceptible aux antibiotiques, mais elle dépend de son hôte pour la réplication de son matériel génétique, ce qui signifie que c'est un parasite interne obligatoire. La bactérie est transmise par rapports vaginaux, anaux ou oraux avec une personne infectée.

La chlamydie est appelée « MST silencieuse » parce que les femmes ne manifestent généralement aucun symptôme avant l'établissement de l'infection. En partie à cause de cette absence de symptômes, l'incidence de la chlamydie aux États-Unis a grimpé en flèche, passant de 6,5 cas pour 100 000 en 1984 à 447 pour 100 000 en 2013. On a signalé 1,4 million de cas en 2013, mais on estime à près de 2,9 millions le nombre annuel de nouvelles infections. La fréquence est particulièrement élevée parmi les jeunes, surtout entre 14 et 24 ans, trois fois plus que chez les personnes de 25 à 39 ans.

Les conséquences d'une infection par la chlamydie dans l'organisme de la femme sont extrêmement graves. Elle peut provoquer la maladie inflammatoire pelvienne et aboutir à la stérilité et parfois à la mort.

L'infection du système reproducteur masculin et féminin par *Chlamydia* peut provoquer des maladies cardiaques. Les *Chlamydia* produisent un peptide semblable à un peptide synthétisé dans le muscle cardiaque. En essayant de combattre l'infection, le système immunitaire de l'organisme identifie ce peptide et réagit avec lui. La ressemblance des peptides bactérien et cardiaque entraîne une confusion pour le système immunitaire, et les cellules T s'attaquent aux fibres musculaires cardiaques, provoquant par inadvertance l'inflammation du cœur et d'autres problèmes.

Les antibiotiques sont utilisés pour le traitement de la maladie, généralement la tétracycline, qui peut pénétrer dans la membrane plasmique des eucaryotes pour attaquer la bactérie. Toute femme qui ressent des symptômes liés à cette MST ou court le risque de contracter une MST devrait être testée pour la présence de la bactérie de la chlamydie ; sinon, sa fertilité peut être en danger.

Synthèse 28.5

Beaucoup de maladies humaines sont dues à une infection bactérienne, comme la tuberculose, les infections par streptocoques et staphylocoques et les maladies sexuellement transmissibles. L'agent causal de la plupart des ulcères peptiques est *Helicobacter pylori*, logé dans le tube digestif. Des bactéries sont responsables de nombreuses MST, comme la gonorrhée, la syphilis et la chlamydie. Les symptômes de l'infection disparaissent souvent, bien que la maladie reste présente, et toutes peuvent avoir des conséquences graves en l'absence de traitement, surtout pour les femmes.

- Pourquoi l'infection par beaucoup de pathogènes n'est-elle pas mortelle ?

Objectifs

1. Reconnaître le rôle des procaryotes dans le recyclage des éléments sur le globe.
2. Donner des exemples de symbioses entre bactéries et eucaryotes.
3. Expliquer comment les bactéries peuvent être utilisées pour la bioremédiation.

Pendant des milliards d'années, les procaryotes ont été les principaux acteurs responsables de l'évolution des propriétés actuelles de l'atmosphère et du sol. Aujourd'hui encore, et de diverses façons, ils ont une influence majeure sur la Terre et sur notre propre vie.

Les procaryotes ont un rôle important dans le cycle des éléments

La vie sur la Terre repose essentiellement sur le cycle des éléments chimiques entre les organismes et les milieux physiques où ils vivent – autrement dit, entre les éléments biologiques et physiques des écosystèmes. Les procaryotes, les algues et les champignons ont de nombreux rôles à jouer dans ces cycles chimiques, qui seront développés au chapitre 57.

Décomposition

Le carbone, l'azote, le phosphore, le soufre et les autres atomes des systèmes biologiques proviennent tous du milieu physique et, quand les organismes meurent et se décomposent, tous ces éléments y retournent. Les procaryotes et les champignons qui réalisent la partie décomposition du cycle chimique et libèrent, dans le milieu, les atomes des organismes morts, sont les *décomposeurs*.

Fixation

D'autres procaryotes jouent un rôle important dans la fixation, autre facette des cycles chimiques, participant au retour des éléments des formes inorganiques à des formes organiques utilisables par les organismes hétérotrophes.

Carbone. Le rôle des procaryotes photosynthétiques dans la fixation du carbone est évident. Les composés organiques que les plantes, les algues et les procaryotes photosynthétiques produisent à partir du CO₂ passent par les chaînes alimentaires pour former la substance de tous les hétérotrophes de l'écosystème. On suppose que les cyanobactéries primitives ont ajouté l'oxygène à l'atmosphère terrestre comme sous-produit de leur photosynthèse. Les procaryotes photosynthétiques modernes contribuent encore à la production d'oxygène.

Azote. Le rôle des procaryotes dans le recyclage de l'azote est moins évident, mais il n'en est pas moins essentiel pour la vie. L'azote est présent dans l'atmosphère terrestre sous la forme de N₂ gazeux. Une triple liaison covalente lie les deux atomes d'azote et sa rupture n'est pas facile. Parmi les organismes terrestres, seuls quelques procaryotes sont capables de réaliser cet exploit et de réduire N₂ en ammoniac (NH₃), utilisé pour la synthèse des acides aminés et des autres molécules biologiques azo-

tées. À la mort des organismes contenant ces molécules, les décomposeurs ramènent l'azote au sol sous forme d'ammoniac. Celui-ci est ensuite transformé en nitrate (NO_3^-) par les bactéries nitrifiantes grâce auxquelles l'azote est mis à la disposition des plantes. Les *bactéries dénitrifiantes* peuvent aussi transformer à nouveau le nitrate en azote moléculaire, le ramener à l'atmosphère et boucler ainsi le cycle.

Pour fixer l'azote atmosphérique, les procaryotes utilisent un complexe enzymatique, la nitrogénase, codée par un lot de gènes *nif* («*nitrogen fixation*»). La nitrogénase est extrêmement sensible à l'oxygène et se trouve dans de nombreux procaryotes autonomes.

Dans les milieux aquatiques, la fixation de l'azote est principalement réalisée par des cyanobactéries comme *Anabaena*, qui forment de longues chaînes. La fixation de l'azote étant un processus strictement anaérobie, des cellules individuelles peuvent se développer en hétérocystes, cellules spécialisées dans la fixation de l'azote et imperméables à l'oxygène.

Dans le sol, l'azote est fixé dans les racines des plantes abritant des colonies symbiotiques de bactéries fixatrices d'azote. Ces associations impliquent des *Rhizobium* (genre de protéobactéries, voir figure 28.6) avec les légumineuses, *Frankia* (un actinomycète) avec de nombreux arbustes, et *Anabaena* avec des fougères aquatiques.

Les procaryotes peuvent vivre en symbiose avec des eucaryotes

Beaucoup de procaryotes vivent en association symbiotique avec des eucaryotes. Le terme **symbiose** s'applique à une relation écologique entre espèces différentes qui vivent en étroit contact les unes avec les autres. L'association symbiotique entre les bactéries fixatrices d'azote et les racines des plantes est un exemple de *mutualisme*, forme de symbiose bénéfique pour les deux parties. Les bactéries fournissent à la plante l'azote dont elle a besoin et la plante fournit aux bactéries les sucres et autres nutriments organiques (voir chapitre 38).

Beaucoup de bactéries vivent en symbiontes à l'intérieur du tube digestif des animaux et fournissent des nutriments à leurs hôtes. Les vaches et les autres ruminants sont incapables de digérer la cellulose de l'herbe parce qu'ils ne disposent pas de l'enzyme nécessaire, la cellulase. Des colonies de bactéries produisant la cellulase, logées dans son tube digestif, permettent à la vache de digérer sa nourriture (voir le chapitre 47 pour plus de détails). De même, le gros intestin des humains héberge de grandes colonies de bactéries produisant des vitamines – particulièrement B_{12} et K – que l'organisme humain est incapable de synthétiser.

Beaucoup de bactéries habitent à la surface externe des animaux et des plantes sans leur faire de tort. Ce sont des exemples de *commensalisme*, qui profite à un organisme (la bactérie), alors que l'animal ou la plante n'en profite pas et n'en souffre pas.

Le *parasitisme* est une forme de symbiose dans laquelle un partenaire (la bactérie, dans ce cas) est avantagé et l'autre (la plante ou l'animal infecté) en souffre. On peut considérer l'infection comme une forme de parasitisme.

Les bactéries sont utilisées en ingénierie génétique

Le code génétique étant universel, on peut insérer un gène humain dans une cellule bactérienne, et la bactérie produit une protéine humaine. On a parlé de l'utilisation des bactéries en ingénierie génétique au chapitre 17 ; il s'agit d'un volet important de la biologie moléculaire moderne.

Outre la production de substances pharmaceutiques comme l'insuline, l'application des techniques de génie génétique à la production de souches améliorées de bactéries pour des usages industriels est pleine de promesses pour le futur. Les bactéries sont actuellement utilisées à grande échelle comme « usines biologiques » pour la production industrielle d'une série d'enzymes, vitamines et antibiotiques. De vastes cultures de bactéries, souvent modifiées génétiquement pour améliorer leurs performances, sont utilisées pour la production industrielle de l'acétone et d'autres produits importants.

Les bactéries sont utilisées pour la bioremédiation

La *bioremédiation* est l'utilisation d'organismes pour l'élimination des polluants de l'eau, de l'air et du sol. Le fonctionnement normal des installations de traitement des eaux usées repose sur l'activité des micro-organismes. La matière solide brute est dégradée par les bactéries et les archées qui s'y trouvent normalement. Le produit final, le gaz méthane (CH_4) est souvent utilisé comme source d'énergie pour chauffer les installations.

On a utilisé la biostimulation, c'est-à-dire l'addition de nutriments, comme une source d'azote ou de phosphore, pour stimuler la croissance des microbes naturellement présents capables de dégrader les déversements de pétrole brut. Cette technique a été utilisée avec succès pour le nettoyage des côtes d'Alaska après la marée noire de l'*Exxon Valdez* en 1998. On a aussi utilisé la biostimulation pour stimuler la croissance de la flore bactérienne naturelle dans les eaux souterraines contaminées. On essaye actuellement d'utiliser des microbes endogènes comme *Geobacter* (voir figure 28.6) afin d'éliminer l'uranium radioactif des eaux souterraines polluées pendant la guerre froide.

Les composés chlorés libérés dans l'environnement par diverses sources constituent également une pollution sérieuse. Certaines bactéries peuvent utiliser ces composés comme source d'énergie par une dés-halogenation réductrice liée au transport d'électrons : il s'agit d'une *halorespiration*. Bien qu'encore au stade expérimental, l'utilisation de ces bactéries pour éliminer les composés halogénés des décharges toxiques ouvre de vastes perspectives.

Synthèse 28.6

Les procaryotes ont une importance vitale pour le recyclage des éléments, pour leur fixation et pour rendre les éléments disponibles sous une forme organique. Les bactéries interviennent dans la fixation du carbone et de l'azote et ce sont les seuls organismes capables de fixer l'azote. Ces bactéries fixatrices d'azote peuvent vivre en association symbiotique avec les plantes. Les bactéries sont un élément essentiel pour le traitement des déchets et l'on commence aussi à les utiliser en bioremédiation pour éliminer les composés toxiques de l'environnement.

- *Les données concernant la fixation de l'azote éclairent-elles la pratique de rotation des cultures ?*

28.1 Diversité des procaryotes

Brève histoire de la microbiologie

La microbiologie est née de l'étude des maladies infectieuses et a profité des technologies permettant d'observer le monde invisible. La génération spontanée a été réfutée expérimentalement et les postulats de Koch permettent d'attribuer une maladie à un agent responsable.

Les procaryotes sont fondamentalement différents des eucaryotes.

Les procaryotes sont caractérisés par l'unicellularité, un petit ADN circulaire, une division par scissiparité, l'absence de cloisonnement interne, un flagelle particulier et leur diversité métabolique.

En dépit de ressemblances, les bactéries et les archées sont fondamentalement différentes.

Les bactéries et les archées diffèrent dans quatre domaines : les membranes plasmiques, les parois cellulaires, la réplication de l'ADN et l'expression des gènes.

Chez les archées, les lipides ont des liaisons éther et non ester et peuvent former des assises simples tétraéther. Les parois cellulaires des bactéries contiennent des peptidoglycanes, mais pas celles des archées.

Les bactéries et les archées possèdent une seule origine de réplication, mais l'origine et les protéines de réplication sont différentes. Chez les archées, l'initiation de la réplication de l'ADN et les ARN polymérases sont plus proches de celles des eucaryotes.

La plupart des procaryotes n'ont pas été caractérisés.

On a trouvé jusqu'à présent neuf clades de procaryotes, mais beaucoup de procaryotes n'ont pas été étudiés (figure 28.6).

28.2 Structure des cellules procaryotes

Il existe trois grandes formes de procaryotes : bâtonnets, coques et spirales.

Les procaryotes ont souvent une paroi cellulaire résistante et d'autres structures externes.

L'intérieur de la cellule est organisé.

Les bactéries sont classées en gram positif et gram négatif sur la base de la coloration de Gram (figure 28.7). Les bactéries gram positif ont une assise épaisse de peptidoglycanes contenant de l'acide teichoïque (figure 28.8). Les bactéries gram négatif ont une mince couche de peptidoglycanes et une membrane externe contenant des lipopolysaccharides (figure 28.8).

Certaines bactéries ont une couche gélatineuse, la capsule, leur permettant d'adhérer aux surfaces et d'échapper aux réponses immunitaires.

Beaucoup de bactéries possèdent un mince flagelle hélicoïdal rigide capable de tourner et de générer un déplacement (figure 28.9). Certaines possèdent des pili filiformes intervenant dans l'adhérence et l'échange d'information génétique.

En réponse au stress environnemental, certaines bactéries forment des endospores très résistantes.

28.3 Génétique des procaryotes

La conjugaison repose sur la présence d'un plasmide de conjugaison.

L'ADN peut être échangé par conjugaison (figure 28.11), qui dépend de la présence des plasmides de recombinaison comme le plasmide F d'*E. coli*. La cellule donneuse F⁺ transfère le plasmide F à la cellule F⁻ réceptrice.

Le plasmide F peut aussi s'intégrer au génome bactérien. L'excision peut être imprécise, en sorte que le plasmide emporte une information génétique de l'hôte.

Les virus transfèrent l'ADN par transduction (figure 28.14).

On a une transduction généralisée quand les virus emballent l'ADN de l'hôte et le transfèrent lors d'une infection ultérieure. La transduction spécialisée se limite aux phages lysogènes.

La transformation est un transfert direct d'ADN depuis l'environnement (figure 28.15).

On a une transformation quand les cellules prélèvent l'ADN dans le milieu environnant. On peut l'induire artificiellement en laboratoire.

Les plasmides de résistance peuvent transférer la résistance aux antibiotiques.

Les plasmides R ont joué un rôle important dans l'apparition de souches résistantes aux antibiotiques, par exemple chez *S. aureus* et *E. coli* O157 : H7.

Les mutations peuvent aussi être une source de variation.

Des mutations peuvent apparaître spontanément chez les bactéries à cause des radiations, des UV et de divers agents chimiques.

Les systèmes CRISPR procurent une immunité adaptative aux procaryotes.

Les systèmes CRISPR incorporent l'ADN du phage infectant, puis ils l'utilisent pour dégrader l'ADN lors d'infections ultérieures.

28.4 Métabolisme des procaryotes

Les procaryotes disposent de quatre moyens pour se procurer l'énergie et le carbone.

Les photoautotrophes effectuent la photosynthèse et se procurent leur carbone à partir du dioxyde de carbone. Les chimiolithoautotrophes trouvent leur énergie dans l'oxydation de substances inorganiques. Les photohétérotrophes utilisent la lumière pour l'énergie, mais obtiennent leur carbone de molécules organiques. Les chimiohétérotrophes prennent le carbone et l'énergie de molécules organiques.

Certaines bactéries peuvent s'attaquer directement à d'autres cellules.

Certaines bactéries libèrent des protéines à travers leur paroi cellulaire et ces protéines peuvent transférer d'autres protéines, virulentes, à des cellules eucaryotes.

Des bactéries sont des pathogènes de plantes coûteux.

Les pseudomonades sont des bactéries gram négatif responsables de la plupart des maladies des plantes.

28.5 Maladies bactériennes chez les humains

Les maladies bactériennes sont répandues par des gouttelettes de mucus ou de salive, des aliments et de l'eau contaminés et par des insectes vecteurs.

La tuberculose a infecté les humains tout au long de leur histoire.

La tuberculose reste un problème de santé publique majeur. Son traitement demande un recours prolongé aux antibiotiques.

Les biofilms bactériens sont responsables des caries dentaires.

Les bactéries peuvent provoquer des ulcères.

La plupart des ulcères de l'estomac sont provoqués par une infection d'*Helicobacter pylori*.

Beaucoup de maladies sexuellement transmissibles sont bactériennes

La gonorrhée, la syphilis et la chlamydie sont des maladies sexuellement transmissibles potentiellement dangereuses causées par des bactéries.

28.6 Procaryotes utiles

Les procaryotes ont un rôle important dans le cycle des éléments.

Les procaryotes interviennent dans le recyclage du carbone et de l'azote ; seules des bactéries peuvent fixer l'azote.

Les procaryotes peuvent vivre en symbiose avec des eucaryotes.

Les bactéries sont utilisées en ingénierie génétique.

On peut utiliser des procaryotes modifiés génétiquement pour produire des substances pharmaceutiques pour l'homme et d'autres produits utiles.

Les bactéries sont utilisées pour la bioremédiation.

COMPRÉHENSION

- Dans ce qui suit, trouvez un exemple de biomarqueur :
 - un microfossile découvert dans une météorite.
 - un glucide découvert dans une roche ancienne.
 - une zone à forte concentration en carbone 12 dans une roche.
 - la découverte d'une nouvelle formation de stromatolite.
- Une cellule capable d'exploiter l'énergie solaire et le CO₂ comme source de carbone est un
 - photoautotrophe.
 - chimioautotrophe.
 - photohétérotrophe.
 - chimiohétérotrophe.
- Les bactéries gram positif (+) et gram négatif (-) sont caractérisées par des différences dans
 - la paroi cellulaire, les gram+ ont des peptidoglycanes, les gram- des pseudopeptidoglycanes.
 - la membrane plasmique : les gram+ ont des lipides à liaisons ester, les gram- des lipides à liaisons éther.
 - la paroi cellulaire : les gram+ ont une couche épaisse de peptidoglycanes et les gram- ont une membrane externe.
 - la structure des chromosomes : les gram+ ont des chromosomes circulaires, les gram- ont des chromosomes linéaires.
- Quelles sont les caractéristiques propres aux archées ?
 - Une membrane plasmique du type mosaïque fluide.
 - L'utilisation d'une ARN polymérase pour l'expression génique.
 - Des phospholipides à liaisons éther.
 - Une seule origine de réplication.
- Le transfert horizontal d'ADN par un plasmide est un exemple de
 - transduction généralisée.
 - scissiparité.
 - transformation.
 - conjugaison.
- La tuberculose est une maladie
 - provoquée par une bactérie pathogène.
 - émergente nouvelle.
 - provoquée par un virus pathogène.
 - qui ne peut être traitée par les antibiotiques.
- Les procaryotes interviennent dans le cycle global
 - des protéines et des acides nucléiques.
 - du carbone et de l'azote.
 - des glucides et des lipides.
 - de tout ce qui précède.

APPLICATION

- Laquelle des propositions suivantes ne s'applique normalement pas à un procaryote ?
 - Transfert horizontal de l'information génétique.
 - Absence de cloisonnement interne.
 - Multiples chromosomes linéaires.
 - Cellule de 1 µm.
- Les systèmes d'échange d'ADN des procaryotes correspondent
 - à la transmission verticale de l'information.
 - au transfert horizontal de l'information.
 - à un contact nécessaire entre cellules.
 - à la présence d'un plasmide dans une cellule.
- La paroi cellulaire des bactéries gram positif et gram négatif est
 - composée de phospholipides.
 - une cible pour les antibiotiques qui affectent la synthèse des peptidoglycanes.

- composée de peptidoglycanes.
 - entourée d'une membrane.
- Les trois domaines de la vie
 - représentent des variantes d'un même type cellulaire de base.
 - comprennent deux types cellulaires de base différents.
 - consistent en trois types cellulaires de base différents.
 - correspondent aux cellules actuelles, mais ne disent rien quant à leur histoire.
 - Les ulcères et les caries dentaires ne semblent avoir rien en commun mais, en fait, tous deux
 - sont dus à la consommation d'aliments particuliers.
 - sont provoqués par des infections virales.
 - sont provoqués par des facteurs environnementaux.
 - peuvent être dus à des infections bactériennes.
 - Les bactéries ne possèdent pas de systèmes membranaires internes indépendants pour la photosynthèse et la respiration, deux mécanismes liés à des membranes. Ces fonctions sont possibles parce que
 - il existe en fait des membranes internes, mais seulement pour ces fonctions.
 - des invaginations de la membrane plasmique peuvent donner des membranes internes.
 - elles se déroulent en dehors de la cellule, entre la membrane et la paroi cellulaire.
 - elles utilisent des structures protéiques au lieu de membranes internes.
 - Les plantes ne peuvent pas fixer l'azote, mais certaines n'ont pas besoin de l'azote du sol parce que
 - une association symbiotique avec une bactérie peut fixer l'azote.
 - ces plantes sont une exception et peuvent fixer l'azote.
 - elles ont été infectées par un virus parasite capable de fixer l'azote.
 - elles peuvent trouver de l'azote dans l'air.

RÉVISION

- Si l'on découvrait une forme de fixation du carbone qui ne serait pas orientée vers le carbone 12, cela aurait-il des conséquences pour notre analyse des preuves d'une vie primitive ?
- Les expériences de Frederick Griffith (voir chapitre 14) ont joué un rôle important en montrant que l'ADN est le matériel génétique. Griffith a montré que des bactéries virulentes mortes mélangées à des bactéries non virulentes vivantes pouvaient causer la pneumonie chez les souris. On pouvait aussi mettre en culture des bactéries rugueuses à partir des souris infectées. La différence entre les deux souches est la capsule de polysaccharide de la souche lisse. En fonction de ce que vous avez vu dans ce chapitre, comment expliqueriez-vous ces observations ?
- Dans les années 1960, on prescrivait habituellement plusieurs antibiotiques pour combattre les infections bactériennes. Il arrivait aussi souvent que les patients ne poursuivent pas le traitement jusqu'à son terme. On trouve souvent des gènes de résistance aux antibiotiques dans les plasmides de conjugaison. Comment ces facteurs influencent-ils l'évolution de la résistance aux antibiotiques et particulièrement la multirésistance aux antibiotiques ?
- Les bactéries fixatrices d'azote du sol paraissent très vulnérables aux UV. Supposons que le taux d'ozone continue à se réduire ; quelles seraient les conséquences à long terme pour les plantes ?