



VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la

plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 27.1** Pourquoi l'eau de ce lac est-elle rose ?

CONCEPTS CLÉS

- 27.1** Des adaptations structurales, fonctionnelles et génétiques contribuent au succès des procaryotes
- 27.2** Les reproductions et les mutations fréquentes, de même que les recombinaisons génétiques, favorisent la diversité génétique des procaryotes.
- 27.3** De très nombreuses adaptations nutritionnelles et métaboliques sont apparues chez les procaryotes
- 27.4** Les procaryotes ont divergé pour former un groupe de lignées diversifiées
- 27.5** Les procaryotes remplissent des fonctions essentielles dans la biosphère
- 27.6** Les procaryotes ont sur les humains des effets tant bénéfiques que défavorables

Les maîtres de l'adaptation

À certains moments de l'année, la Laguna Salada (la «lagune salée») de Torrevieja, en Espagne, devient rose (**figure 27.1**), signe que l'eau est beaucoup plus salée que l'eau de mer. Pourtant, même s'il s'agit d'un milieu aux conditions extrêmes, la couleur saisissante de l'eau est bel et bien le résultat de l'action d'organismes vivants, et non de celle de minéraux ou d'autres sources inorganiques. Mais quels organismes peuvent bien vivre dans un environnement aussi hostile et, surtout, comment ?

La teinte rose de la Laguna Salada de Torrevieja s'explique par la présence de billions (10^{12}) de procaryotes appartenant aux domaines des bactéries et des archées, notamment des archées du genre *Halobacterium*. La membrane de ces microorganismes renferme des pigments rouges, dont certains captent l'énergie lumineuse qui alimente la synthèse de l'ATP. Les espèces du genre *Halobacterium* comptent parmi les organismes les plus tolérants au sel ; ils prospèrent dans des milieux salins qui déshydratent et tuent d'autres types de cellules. En fait, une cellule d'*Halobacterium* prévient la perte d'eau par osmose en pompant les ions potassium (K^+) dans sa membrane jusqu'à ce que la concentration ionique à l'intérieur de la cellule corresponde à la concentration extérieure.

Comme *Halobacterium*, de nombreux procaryotes tolèrent des conditions extrêmes. *Deinococcus radiodurans*, par exemple, peut survivre à des radiations de 3 millions de rads (soit 3 000 fois la dose mortelle pour l'humain), tout comme un pH de 0,03 (une acidité capable de dissoudre le métal) n'empêche pas *Picrophilus oshimae* de se développer. D'autres procaryotes vivent dans des environnements trop froids ou trop chauds pour que la plupart des autres organismes puissent les



◀ Une archée du genre *Halobacterium*.

supporter, et on en a même découvert dans des roches situées dans la croûte terrestre, à plus de trois kilomètres de profondeur.

Les espèces procaryotes sont aussi très bien adaptées à des habitats plus « normaux » dans les sols et les eaux où vivent la plupart des espèces. Leur capacité d'adaptation à toutes sortes d'habitats explique en partie pourquoi ce sont les organismes qu'on trouve en plus grand nombre sur la Terre. En effet, le nombre d'organismes procaryotes contenus dans une seule poignée de sol fertile dépasse le nombre d'humains qui ont vu le jour depuis le début de l'humanité. Nous consacrons ce chapitre à l'examen des adaptations, de la diversité et du formidable impact écologique de ces microorganismes des plus remarquables.

CONCEPT 27.1

Des adaptations structurales, fonctionnelles et génétiques contribuent au succès des procaryotes

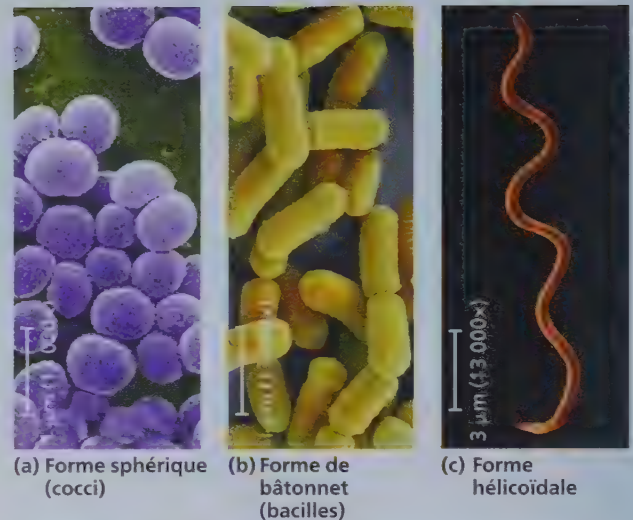
Les procaryotes ont probablement été les premiers habitants de la Terre, il y a plus de 3,5 milliards d'années (voir le concept 25.3). Au cours de leur longue histoire évolutive, les populations de procaryotes ont été (et continuent d'être) soumises aux règles de la sélection naturelle, et ce, dans toutes sortes d'environnement. C'est ce qui explique leur remarquable diversité.

Commençons par les décrire. Les organismes procaryotes sont presque tous unicellulaires. Toutefois, les cellules de certaines espèces restent jointes après la division cellulaire. Le diamètre des cellules procaryotes varie entre 0,5 et 5 μm , ce qui est beaucoup plus petit que le diamètre de 10 à 100 μm de nombreuses cellules eucaryotes. (Il existe toutefois une exception notable : le procaryote géant *Thiomargarita namibiensis*, découvert en 1999 au large de la Namibie, en Afrique, dont le diamètre est d'environ 750 μm , ce qui est plus gros qu'une graine de pavot.) Les cellules procaryotes prennent diverses formes (figure 27.2). Enfin, même s'ils sont unicellulaires et microscopiques, les procaryotes sont bien organisés et remplissent toutes les fonctions vitales d'un organisme, dans une seule cellule.

Les structures de la surface cellulaire

Chez presque tous les procaryotes, la paroi cellulaire joue un rôle fondamental, car elle maintient la forme de la cellule, la protège et l'empêche d'éclater si elle se trouve dans un milieu hypotonique (voir la figure 7.12). Cependant, dans un milieu hypertonique, les procaryotes subissent une plasmolyse (ils perdent de l'eau et leur membrane plasmique se ratatine). C'est d'ailleurs pourquoi le sel conserve si bien les aliments : il déshydrate les procaryotes responsables de l'altération des aliments, ce qui les empêche de se reproduire rapidement.

La structure des parois cellulaires des procaryotes diffère de celle des eucaryotes. Chez les eucaryotes qui en sont pourvus, comme les végétaux et les eumycètes, la paroi est généralement constituée de cellulose ou de chitine (voir le concept 5.2). La plupart des parois bactériennes contiennent une substance particulière appelée **peptidoglycane**, un polymère composé de monosaccharides modifiés qui sont reliés transversalement par de courts polypeptides. Ce « tissu » moléculaire entoure



▲ Figure 27.2 Les formes les plus courantes de procaryotes. (a) Les cocci (*coccus* au singulier), ou procaryotes sphériques aussi nommés coques, vivent seuls, deux par deux (diplocoques), en chaînes de plusieurs cellules (streptocoques, montrés ici) ou en amas semblables à des grappes de raisin (staphylocoques). (b) Les bacilles, dont la forme rappelle un bâtonnet, vivent le plus souvent seuls, mais ils peuvent aussi s'organiser en chaînes (streptobacilles). (c) Les procaryotes de forme hélicoïdale comprennent les spirilles, qui peuvent prendre la forme d'une virgule ou d'un long filament, et les spirochètes (illustrés ici), en forme de tire-bouchon (MEB, clichés colorés artificiellement).

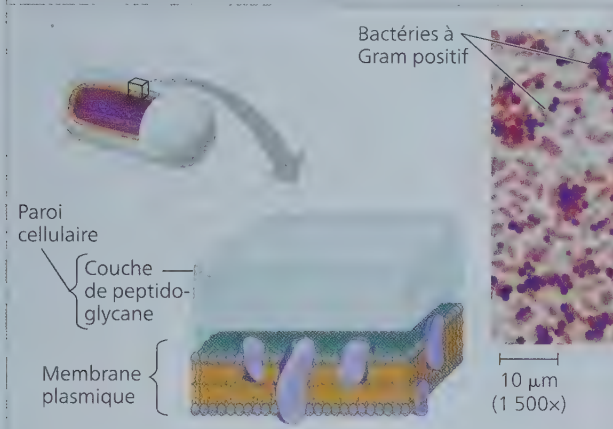
entièrement la bactérie et sert de point d'ancrage à d'autres molécules situées à sa surface. Les parois cellulaires des archées contiennent divers polysaccharides et protéines, mais sont dépourvues de peptidoglycane.

À l'aide d'une technique appelée **coloration de Gram**, mise au point au 19^e siècle par un médecin danois du nom de Hans Christian Gram, les scientifiques classent bon nombre de bactéries d'après l'une des caractéristiques de leur paroi cellulaire. À cette fin, les échantillons sont d'abord colorés au cristal violet et à l'iode, puis rincés dans l'alcool, puis colorés à nouveau à l'aide d'une teinture rouge, comme la safranine, qui pénètre dans la cellule pour se lier à son ADN. La structure de la paroi cellulaire détermine la réaction à la coloration (figure 27.3). Les bactéries à **Gram positif** possèdent une paroi relativement simple constituée d'une épaisse couche de peptidoglycane. Les bactéries à **Gram négatif** contiennent moins de peptidoglycane et présentent une structure plus complexe, qui comprend une membrane externe composée entre autres de lipopolysaccharides, des glucides liés à des lipides.

La coloration de Gram est utile en médecine pour déterminer rapidement si l'infection dont souffre un patient est causée par une bactérie à Gram négatif ou à Gram positif, un renseignement qui guide le choix du traitement. Les portions lipidiques des lipopolysaccharides contenus dans les parois de nombreuses bactéries à Gram négatif sont souvent toxiques et provoquent la fièvre ou un état de choc. De plus, la membrane externe protège les bactéries à Gram négatif des défenses de leur hôte. Par ailleurs, les bactéries à Gram négatif opposent souvent plus de résistance aux antibiotiques que les espèces à Gram positif, car leur membrane externe entrave la pénétration de ces médicaments.

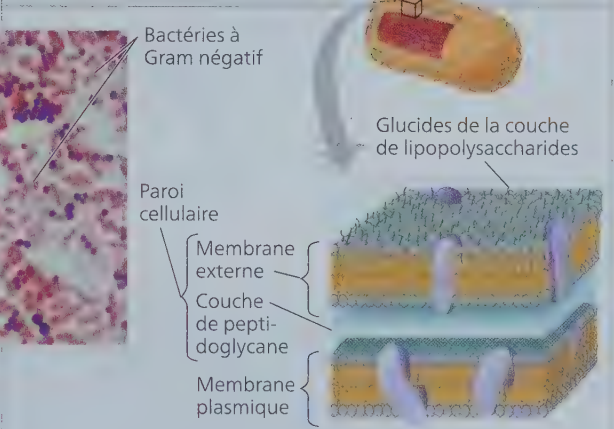
▼ **Figure 27.3** La coloration de Gram.

(a) Bactéries à Gram positif



L'épaisse paroi cellulaire des bactéries à Gram positif contient beaucoup de peptidoglycane. Le colorant violet pénètre dans la cellule où il forme un complexe avec l'iode ajouté comme mordant. Ce complexe est beaucoup trop volumineux pour traverser l'épaisse paroi cellulaire de peptidoglycane et, par conséquent, il ne peut être éliminé par l'alcool. Le colorant violet, plus foncé, masque donc le colorant rouge qui est ajouté par la suite.

(b) Bactéries à Gram négatif



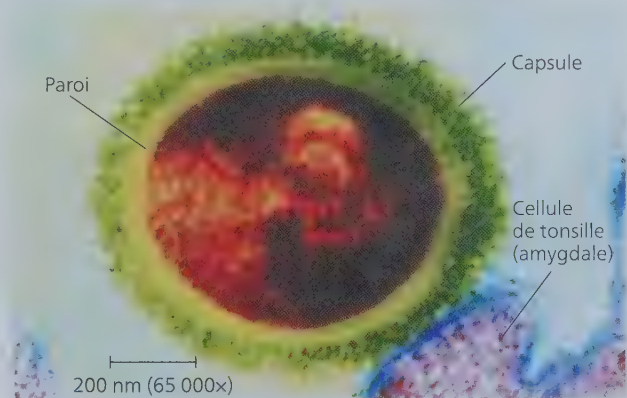
Les bactéries à Gram négatif présentent une mince couche de peptidoglycane, laquelle se trouve dans un espace situé entre la membrane plasmique et la membrane externe. Le complexe colorant violet-iode peut traverser cette paroi cellulaire et, par conséquent, il est éliminé par l'alcool. Aussi, la cellule décolorée prend une teinte rose-rouge après l'application du colorant rouge.

Certaines espèces à Gram positif proviennent cependant de souches virulentes qui résistent à un ou à plusieurs antibiotiques. (La figure 22.14 présente l'exemple de *Staphylococcus aureus* résistant à la méthicilline [SARM], une bactérie qui peut causer des infections mortelles.)

L'efficacité de certains antibiotiques, dont la pénicilline, tient à leur capacité d'inhiber la synthèse des ponts transversaux entre les polymères de monosaccharides du peptidoglycane. La paroi est désorganisée et ne peut plus remplir son rôle, en particulier chez les espèces à Gram positif. Les antibiotiques neutralisent de nombreuses espèces de bactéries infectieuses sans produire d'effet indésirable sur les cellules humaines, qui ne contiennent pas de peptidoglycane.

La paroi cellulaire de bon nombre de procaryotes est recouverte d'une couche gluante de polysaccharides ou de protéines appelée **capsule** lorsqu'elle est dense et bien définie autour d'une seule cellule (**figure 27.4**). Elle peut contribuer à former un **biofilm** lorsque plusieurs cellules collaborent pour mettre en commun leurs enveloppes de polysaccharides et de protéines en une seule couche mince à la surface d'un liquide ou d'un solide. Ces deux types de couche gluante externe, la capsule et le biofilm, permettent aux procaryotes d'adhérer à leur substrat ou à d'autres individus de la colonie. Certains biofilms et capsules préviennent en outre la déshydratation; ils peuvent aussi protéger les procaryotes pathogènes des attaques provenant du système immunitaire de leur hôte.

Pour survivre à des conditions difficiles, et lorsque le milieu est dépourvu d'un nutriment essentiel, certaines bactéries produisent également des structures cellulaires résistantes appelées **endospores** (**figure 27.5**). Pour former une endospore (un processus qui prend une dizaine d'heures), la cellule initiale effectue une copie de son chromosome et l'entoure d'une robuste structure multicouche. L'endospore se déshydrate et son métabolisme



▲ **Figure 27.4** La capsule. La capsule de polysaccharides qui entoure cette bactérie appartenant au genre *Streptococcus* permet à ce procaryote pathogène d'adhérer aux cellules qui tapissent les voies respiratoires des humains, ici une cellule de tonsille, aussi nommée amygdale (MET, cliché coloré artificiellement).

s'arrête. La cellule initiale qui l'entourait se désintègre en libérant l'endospore. La plupart des endospores sont si résistantes qu'elles peuvent survivre dans de l'eau bouillante durant plusieurs minutes; pour les éliminer, les microbiologistes doivent chauffer leurs instruments de laboratoire à la vapeur, à une température de 121 °C et sous une pression élevée. Dans des milieux moins hostiles, les endospores peuvent rester inactives durant des siècles, voire des millions d'années. Elles ne se réhydratent et ne reprennent leur métabolisme que lorsqu'elles perçoivent certains signes indiquant que les conditions sont redevenues plus hospitalières.

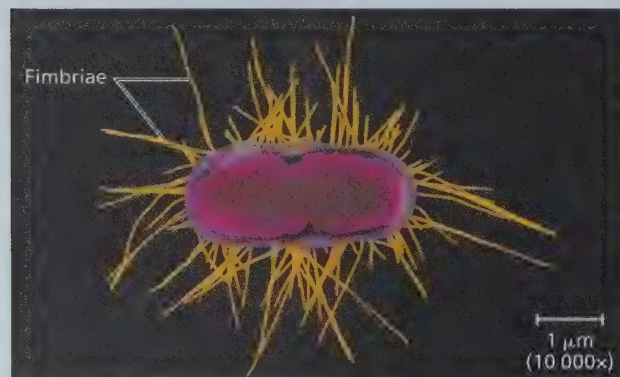
Enfin, certains procaryotes adhèrent les uns aux autres ou à un substrat grâce à de courts et fins appendices, les **fimbriae**

(figure 27.6). Par exemple, *Neisseria gonorrhoeae*, l'agent pathogène de la gonorrhée, utilise ses fimbriae pour se fixer aux muqueuses de son hôte. Les fimbriae sont en général plus nombreux et plus courts que les *pili* (*pilus* au singulier) des appendices qui servent à réunir deux cellules procaryotes avant un transfert d'ADN de l'une à l'autre (voir la figure 27.12); on les appelle parfois *pili sexuels*.

▼ **Figure 27.5 L'endospore.** *Bacillus anthracis*, la bactérie qui cause la maladie du charbon, une affection mortelle, produit des endospores (MET). L'enveloppe multicouche protectrice de l'endospore lui permet de survivre des années dans le sol.



▼ **Figure 27.6 Les fimbriae.** Ces nombreux appendices permettent à certains organismes procaryotes de se fixer aux surfaces ou à d'autres procaryotes (MET, cliché coloré artificiellement).



La motilité

Environ la moitié des procaryotes sont capables de **taxie** (du grec *taxis*, «arrangement, ordre»). La taxie est une réaction de locomotion orientée par laquelle les procaryotes se rapprochent ou s'éloignent d'un stimulus quelconque. Par exemple, dans la *chimiotaxie*, les procaryotes réagissent à un stimulus de nature chimique: ils *se rapprochent* d'une source de nourriture ou d'oxygène (O_2 ; chimiotaxie positive) ou *s'éloignent* d'une substance toxique (chimiotaxie négative). Certaines espèces peuvent se déplacer à une vitesse de plus de $50 \mu\text{m/s}$, soit jusqu'à 50 fois leur longueur par seconde. Toutes proportions gardées, pour avancer aussi vite, une personne de $1,70 \text{ m}$ devrait courir à 306 km/h !

Diverses structures permettent le déplacement. Les plus courantes sont les flagelles (figure 27.7), qui sont soit dispersés sur toute la surface de la cellule, soit concentrés à l'un de ses deux pôles ou aux deux. Les flagelles des cellules procaryotes sont très différents de ceux des cellules eucaryotes. Ils sont 10 fois plus fins et ne sont pas recouverts d'un prolongement de la membrane plasmique (voir la figure 6.24). Les flagelles des procaryotes se distinguent aussi par leur composition moléculaire et par leur mécanisme de propulsion. Chez les procaryotes, les flagelles bactériens et archéiens présentent une taille et un mécanisme de rotation similaires, mais se composent de protéines totalement différentes et non apparentées. Dans l'ensemble, ces comparaisons structurales et moléculaires indiquent que les flagelles des bactéries, des archées et des eucaryotes sont apparus indépendamment les uns des autres. Comme les preuves actuelles montrent que les flagelles des organismes issus des trois domaines accomplissent des fonctions similaires, mais qu'ils ne sont probablement pas liés par des ancêtres communs, on peut présumer qu'il s'agit de structures analogues plutôt qu'homologues (voir le concept 22.2).

Les origines évolutives des flagelles bactériens

Le flagelle bactérien présenté à la figure 27.7 comporte trois parties principales (le moteur, le crochet et le filament), composées de 42 types de protéines. Comment une structure aussi complexe a-t-elle pu évoluer? En fait, de nombreuses observations indiquent que le flagelle bactérien provient de structures plus simples qui se sont modifiées graduellement. Comme pour l'œil humain (voir le concept 25.6), les biologistes ont tenté de savoir si une version moins complexe du flagelle pouvait encore être utile à son hôte. L'analyse de centaines de génomes bactériens indique que la moitié des composants protéiques du flagelle suffisent à en assurer le fonctionnement; les autres ne sont pas essentiels ou ne sont pas codés dans le génome de certaines espèces. Des 21 protéines requises par les espèces étudiées jusqu'à maintenant, 19 sont des versions modifiées de protéines qui accomplissent d'autres tâches au sein des bactéries. Par exemple, le moteur renferme un jeu de 10 protéines homologues à 10 protéines similaires observées dans un appareil sécrétoire des bactéries. (Un appareil sécrétoire est un complexe protéique qui permet de produire et de libérer certaines macromolécules à l'extérieur de la cellule.) Deux autres protéines observées dans le moteur sont homologues à des protéines affectées au transport des ions. Les protéines qui composent la tige, le crochet et le filament sont toutes apparentées et descendent d'une protéine ancestrale qui formait un tube rappelant un pilus. Ces découvertes donnent à penser que le flagelle bactérien a évolué lorsque d'autres protéines se sont ajoutées à un appareil sécrétoire ancestral. C'est là un exemple d'*exaptation*, un processus de descendance avec modification par lequel des structures initialement conçues pour remplir une seule fonction en viennent à accomplir de nouvelles fonctions.

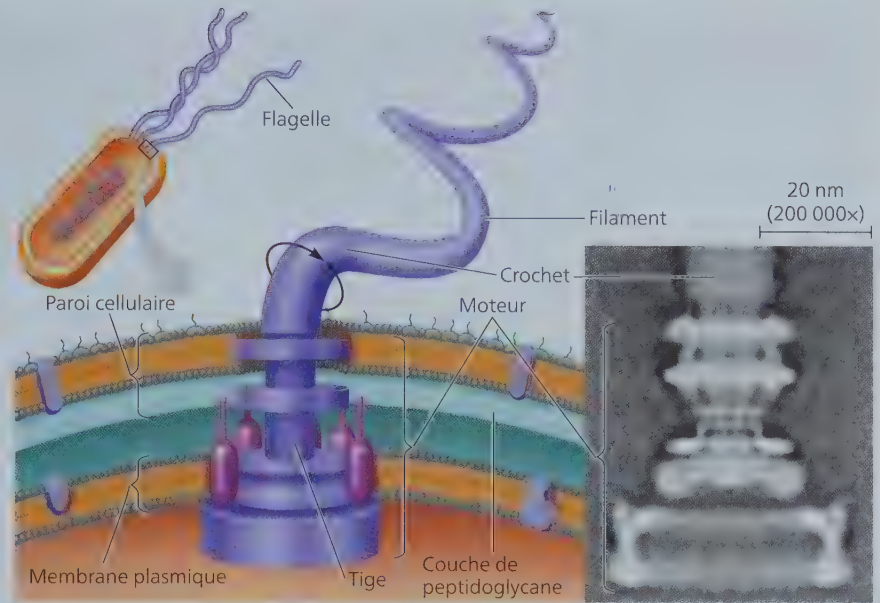
La structure interne et l'ADN

Les cellules procaryotes sont plus simples que les cellules eucaryotes. Leur structure interne et l'organisation physique de leur ADN ne présentent pas la compartimentation complexe des cellules eucaryotes (voir la figure 6.5). Cependant, certains procaryotes ont des membranes spécialisées qui accomplissent des

► **Figure 27.7 Le flagelle procaryote.**

Le moteur du flagelle procaryote consiste en un système d'anneaux enchâssés dans la paroi cellulaire et la membrane plasmique (MET). La chaîne de transport d'électrons pompe des protons hors de la cellule. La diffusion de protons dans la cellule procure l'énergie qui fait pivoter un crochet incurvé et fixé à un filament qui pivote à son tour et propulse la cellule. (Les structures représentées dans cette figure sont caractéristiques des bactéries à Gram négatif.)

HABILETÉS VISUELLES ► D'après vous, lesquels des quatre anneaux protéiques illustrés dans ce schéma sont susceptibles d'être hydrophobes? Expliquez votre réponse.



fonctions métaboliques (**figure 27.8**). Ces membranes correspondent habituellement à des régions invaginées de la membrane plasmique. Des découvertes récentes montrent également que certains procaryotes peuvent entreposer des sous-produits métaboliques dans des compartiments simples constitués de protéines; ces compartiments ne possèdent aucune membrane.

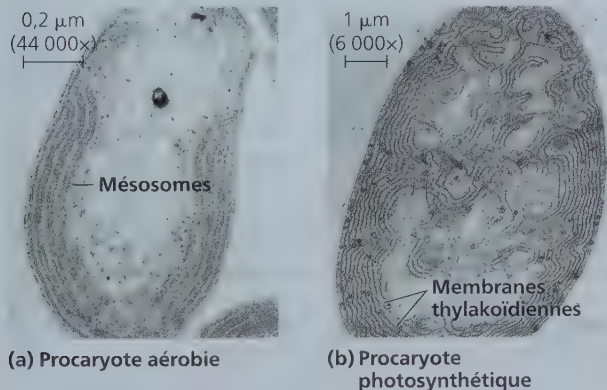
La structure du génome des cellules procaryotes est différente de celle du génome des eucaryotes. Dans la plupart des cas, le génome comporte beaucoup moins d'ADN. En général, les procaryotes ont des chromosomes circulaires (**figure 27.9**), alors que ceux des eucaryotes sont linéaires. De plus, les chromosomes des procaryotes sont associés à bien moins de protéines que ceux des eucaryotes. Par ailleurs, contrairement aux eucaryotes, les procaryotes ne comportent pas de noyau; les chromosomes

procaryotes sont situés dans le **nucléotide**, une région du cytoplasme qui n'est pas entourée d'une membrane. Outre son unique chromosome, la cellule procaryote comporte ordinairement des **plasmides** (voir la figure 27.9), c'est-à-dire des anneaux d'ADN beaucoup plus petits et portant seulement quelques gènes.

Même si, en général, les processus de réplication, de transcription et de traduction de l'ADN des eucaryotes et des procaryotes se ressemblent, ils présentent tout de même quelques différences (voir le chapitre 17). Ainsi, le ribosome procaryote est légèrement plus petit que son homologue eucaryote, et les

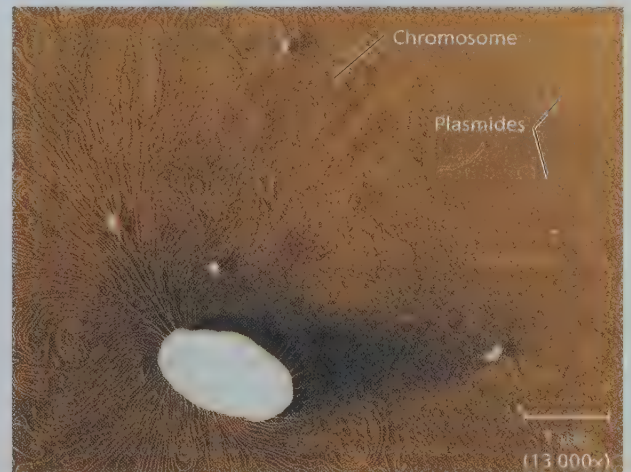
▼ **Figure 27.8 Les membranes spécialisées des cellules procaryotes.**

(a) Ces invaginations de la membrane plasmique, qui rappellent les crêtes des mitochondries, pourraient, selon certains auteurs, servir à la respiration cellulaire de certains procaryotes aérobies (MET). (b) Les procaryotes photosynthétiques appelés cyanobactéries possèdent des membranes thylakoïdiennes, très semblables à celles des chloroplastes (MET).



▼ **Figure 27.9 Le chromosome procaryote et les plasmides.**

Les minces boucles enchevêtrées entourant cette cellule de l'espèce *Escherichia coli* éclatée constituent des portions du grand chromosome unique de la cellule (MET, cliché coloré artificiellement). On voit aussi trois des plasmides de la cellule; ils sont formés de boucles d'ADN beaucoup plus petites.



deux différents quant à leur contenu en protéines et en ARN. Ces différences font que certains antibiotiques, tels que l'érythromycine et la tétracycline, se fixent aux ribosomes et bloquent la synthèse protéique des procaryotes, alors qu'ils n'entravent pas le fonctionnement des ribosomes eucaryotes. Par conséquent, nous pouvons prendre sans danger ces antibiotiques pour tuer des bactéries ou inhiber leur croissance.

La reproduction

De nombreux procaryotes peuvent se reproduire rapidement dans un milieu favorable. Grâce à la *scissiparité*, ou fission binaire (voir la figure 12.12), une cellule procaryote se segmente pour former deux cellules, qui à leur tour se divisent pour en donner 4, puis 8, 16, et ainsi de suite. Dans un milieu optimal, de nombreux procaryotes ont un temps de génération de l'ordre de 1 à 3 heures, mais certaines espèces peuvent se diviser en 20 minutes à peine. À ce rythme, il faudrait seulement 2 jours à une cellule unique pour engendrer une colonie dont la masse dépasserait celle de la Terre !

Dans la réalité, bien sûr, la reproduction des procaryotes est limitée. La colonie finit en effet par épuiser les nutriments, par s'empoisonner elle-même avec ses déchets métaboliques, ou elle sert de source de nourriture à d'autres microorganismes. Son expansion est également limitée par la rivalité entre les microorganismes. Il reste que la capacité qu'ont de nombreux procaryotes de se reproduire rapidement met en évidence trois caractéristiques clés de leur biologie : *ils sont petits, ils se reproduisent par scissiparité et ils ont un temps de génération court*. Par conséquent, les populations procaryotes peuvent contenir plusieurs billions d'individus, soit beaucoup plus que les populations d'eucaryotes multicellulaires, comme les végétaux et les animaux.

RETOUR SUR LE CONCEPT

27.1

1. Décrivez deux exemples d'adaptations qui permettent aux procaryotes de survivre dans des milieux trop inhospitaliers pour d'autres organismes.
2. Comparez les organisations cellulaire et génomique des procaryotes et des eucaryotes.
3. **FAITES DES LIENS** ► Proposez une hypothèse expliquant pourquoi les thylakoïdes des chloroplastes ressemblent à ceux des cyanobactéries. Pour ce faire, consultez les figures 6.18 et 26.21.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT

27.2

La reproduction et les mutations fréquentes, de même que les recombinaisons génétiques, favorisent la diversité génétique des procaryotes

Nous l'avons vu dans la quatrième partie de cet ouvrage, la variation génétique est nécessaire à l'évolution. Les diverses

adaptations observées chez les procaryotes donnent à penser que leurs populations présentent une grande variation génétique, ce qui est le cas. Penchons-nous maintenant sur les trois facteurs expliquant la grande diversité génétique observable chez les procaryotes, soit leur reproduction et mutation fréquentes, ainsi que leur recombinaison génétique.

La reproduction et les mutations fréquentes

Chez les espèces à reproduction sexuée, la création d'un nouvel allèle à l'issue d'une mutation est un événement rare. En fait, chez ces espèces, la variation génétique découle principalement de nouvelles combinaisons d'allèles durant la méiose et la fécondation (voir le concept 13.4). Les procaryotes ne faisant pas appel à la reproduction sexuée, la grande variation génétique qui les caractérise peut être troublante à première vue. Toutefois, dans de nombreuses espèces, cette variation peut s'expliquer à la fois par les reproductions et les mutations fréquentes.

Considérons la bactérie *Escherichia coli* qui se reproduit par scissiparité dans les intestins humains, l'un de ses milieux naturels. Après plusieurs divisions, la plupart des cellules descendantes sont génétiquement identiques à la cellule mère originale. Cependant, si des erreurs surviennent durant la répllication de l'ADN, certaines des cellules descendantes peuvent présenter des différences génétiques. La probabilité que survienne une mutation spontanée pour un seul gène d'*E. coli* est d'environ 1 sur 10 millions (1×10^{-7}) par division cellulaire. Or, parmi les 2×10^{10} nouvelles cellules d'*E. coli* qui naissent chaque jour dans l'intestin d'une personne, quelque $(2 \times 10^{10}) \times (1 \times 10^{-7}) = 2\,000$ bactéries présenteront une mutation génétique par gène. Le nombre total de nouvelles mutations possibles pour les 4 300 gènes d'*E. coli* est donc estimé à $4\,300 \times 2\,000 =$ plus de 8 millions de mutations par jour, par hôte humain.

Ce qu'il faut retenir, c'est que même si un gène présente rarement de nouvelles mutations, celles-ci augmentent rapidement la diversité génétique chez les espèces qui présentent un temps de génération court et de grandes populations. Cette diversité entraîne une évolution rapide (figure 27.10) : les individus génétiquement mieux équipés pour survivre dans leur environnement ont tendance à survivre et à se reproduire en plus grand nombre que les individus moins aptes. La capacité des procaryotes à s'adapter rapidement à de nouvelles conditions montre que même si la structure de leur cellule est plus simple que celle des cellules eucaryotes, les procaryotes ne sont en rien « primitifs » ou « inférieurs » sur le plan de l'évolution. Ils sont en fait très évolués : pendant plus de 3,5 milliards d'années, les populations procaryotes ont réussi à survivre dans toutes sortes d'environnements inhospitaliers.

La recombinaison génétique

Bien que les nouvelles mutations soient une source importante de variation au sein des populations procaryotes, la **recombinaison génétique**, c'est-à-dire la recombinaison de l'ADN à partir de deux sources, accroît aussi la diversité. Chez les eucaryotes, la méiose et la fécondation combinent l'ADN de deux individus en un zygote unique. Mais les procaryotes ne font pas appel à la méiose et à la fécondation. Chez eux, la réunion de l'ADN d'individus différents (c'est-à-dire de cellules différentes) repose sur trois autres mécanismes : la transformation, la

Les procaryotes peuvent-ils évoluer rapidement en réaction à une modification de l'environnement ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ En raison des fréquentes divisions cellulaires et mutations, une population de bactéries peut évoluer facilement pour s'adapter plus efficacement à son environnement. De nouvelles adaptations devraient donc apparaître peu de temps après l'introduction d'une population bactérienne dans un nouvel environnement.

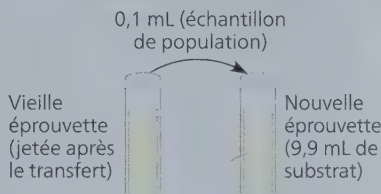
■ **EXPÉRIENCE** ■ Vaughn Cooper et Richard Lenski ont testé l'aptitude des populations de l'espèce *E. coli* à s'adapter à un nouvel environnement en créant 12 populations. Chaque population a été créée à partir d'une seule cellule d'une souche *E. coli*, et a fait l'objet d'un suivi qui a porté sur 20 000 générations (soit pendant 3 000 jours). Pour couvrir les besoins de croissance des bactéries, les chercheurs ont fait un *transfert en série* quotidien, c'est-à-dire qu'ils ont transféré 0,1 mL de chaque population dans une nouvelle éprouvette contenant 9,9 mL de substrat frais.

Le substrat utilisé durant toute l'expérience constituait un environnement difficile qui ne contenait que de faibles quantités de glucose et d'autres éléments nutritifs nécessaires à la croissance.

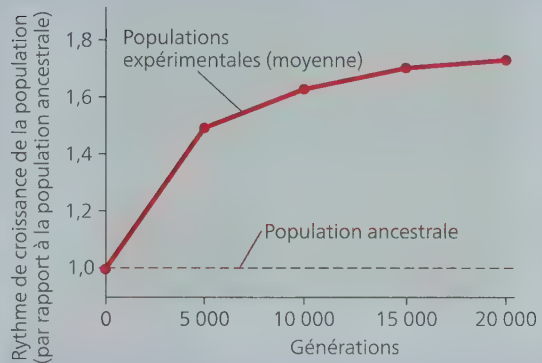
Les chercheurs retiraient périodiquement des échantillons des 12 populations et les faisaient croître en compétition avec l'ancêtre commun dans l'environnement expérimental (à faible teneur en glucose).

■ **RÉSULTATS** ■ La valeur sélective des populations expérimentales, mesurée selon le rythme de croissance de chaque population,

Transfert en série quotidien



a augmenté rapidement durant les 5 000 premières générations (2 ans) et plus lentement pendant les 15 000 générations suivantes. Le diagramme ci-dessous montre les moyennes pour les 12 populations.



■ **CONCLUSION** ■ Les populations d'*E. coli* ont continué à cumuler des adaptations bénéfiques pendant 20 000 générations, permettant une augmentation rapide du rythme de croissance de ces populations dans le nouvel environnement.

Source des données: V. S. Cooper et R. E. Lenski, The population genetics of ecological specialization in evolving *Escherichia coli* populations, *Nature* 407: 736-739 (2000).

ET SI ? ► Quelles pourraient être les fonctions acquises par les gènes dont la séquence ou l'expression a été modifiée au fil de l'évolution des populations dans l'environnement à faible teneur en glucose ?

transduction et la conjugaison. Lorsque les individus proviennent d'espèces différentes, ce mouvement de gènes d'un organisme à un autre se nomme *transfert horizontal*. Les scientifiques ont pu prouver que chacun de ces mécanismes permet le transfert d'ADN au sein d'une même espèce et entre des espèces issues des domaines des bactéries et des archées; toutefois l'essentiel de nos connaissances sur la question nous vient à ce jour de la recherche sur les bactéries.

La transformation et la transduction

Lors de la **transformation**, le génotype et, probablement, le phénotype d'une cellule procaryote sont modifiés par l'incorporation d'ADN étranger. Par exemple, une souche inoffensive de *Streptococcus pneumoniae* peut se transformer en cellules causant la pneumonie si les cellules sont exposées à de l'ADN d'une souche pathogène (voir le concept 16.1). Cette transformation survient lorsqu'une cellule non pathogène absorbe un élément d'ADN contenant l'allèle de la pathogénicité et l'utilise en lieu et place de son propre allèle; c'est un échange de segments

d'ADN homologues. La cellule résultante est recombinée, puisque son chromosome contient de l'ADN dérivé de deux cellules distinctes.

Longtemps après avoir découvert la transformation dans les milieux de culture, la majorité des biologistes continuaient de croire que ce phénomène était trop rare et trop aléatoire pour jouer un rôle important dans les populations bactériennes naturelles. Cependant, il est clair maintenant que de nombreuses bactéries portent à leur surface des protéines qui reconnaissent et transportent dans la cellule l'ADN provenant d'espèces bactériennes apparentées. Cette cellule peut alors incorporer cet ADN étranger dans son génome, par échange d'ADN homologue.

Au cours de la **transduction**, les bactériophages (ou phages), les virus qui infectent des bactéries, transportent des gènes procaryotes d'une cellule hôte à une autre. Dans la plupart des cas, la transduction est le fruit d'accidents qui surviennent durant les cycles de réplication phagiques (**figure 27.11**). Un virus porteur d'ADN procaryote peut être incapable de se répliquer parce qu'il est dépourvu d'une partie ou de tout son

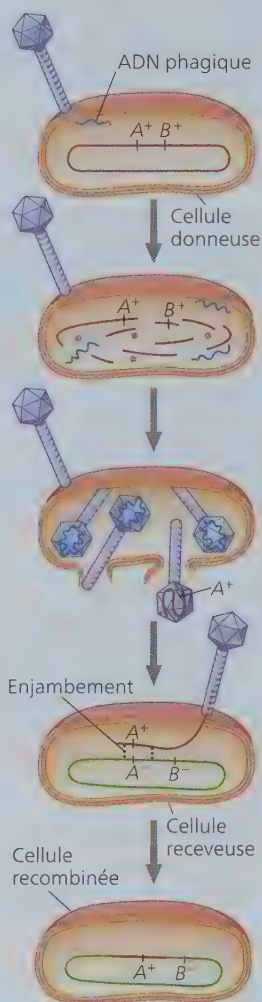
matériel génétique. Néanmoins, le virus peut se fixer à une autre bactérie procaryote (receveuse) et lui injecter le fragment d'ADN provenant de la première cellule (donneuse). Si une partie de cet ADN est ensuite intégrée dans le chromosome de la cellule receveuse par enjambement, une cellule recombinée sera alors créée.

La conjugaison et les plasmides

La **conjugaison** est un processus de transfert d'ADN entre deux cellules procaryotes (habituellement de la même espèce) temporairement liées. Le transfert d'ADN entre deux bactéries est toujours unidirectionnel : une cellule donne de l'ADN, alors qu'une autre la reçoit. Dans cette partie, nous examinerons le mécanisme de conjugaison qu'emprunte *E. coli*.

▼ **Figure 27.11 La transduction.** Les phages transportent parfois des fragments de chromosome bactérien d'une cellule (donneuse) à une autre (receveuse). Si le transfert entraîne un enjambement, les gènes de la cellule donneuse seront incorporés au génome de la cellule receveuse.

- 1 Un phage infecte une bactérie dont le chromosome (en brun) possède des allèles A^+ et B^+ . Cette bactérie sera la cellule «donneuse».
- 2 L'ADN du phage est répliqué et la cellule produit plusieurs copies des protéines du phage (représentées par les points mauves). Entre-temps, certaines protéines phagiques interrompent la synthèse des protéines codées par l'ADN de la cellule hôte et celui-ci se fragmente, comme on le voit ici.
- 3 Pendant que s'assemblent les phages, un fragment d'ADN bactérien contenant l'allèle A^+ est emballé dans une capsid phagique.
- 4 Le phage comportant l'allèle A^+ provenant de la cellule donneuse infecte une cellule receveuse portant les allèles A^- et B^- . L'enjambement, qui se produit à deux endroits (en pointillés), permet à l'ADN de la cellule donneuse (en brun) de s'intégrer à celui de la cellule receveuse (en vert).
- 5 Le génotype de la nouvelle cellule recombinée (A^+B^-) diffère à la fois de celui de la cellule donneuse (A^+B^+) et de celui de la cellule receveuse (A^-B^-).



HABILETÉS VISUELLES ► En vous fondant sur ce schéma, décrivez dans quelles circonstances la transduction entraînerait un transfert horizontal.

D'abord, un pilus sexuel de la bactérie donneuse se fixe à la bactérie receveuse (**figure 27.12**). Le pilus se rétracte ensuite, en tirant les deux cellules l'une vers l'autre, à la manière d'un grappin. Au cours de l'étape suivante, il se formerait une structure temporaire entre les deux cellules, soit un « pont de conjugaison » permettant le transfert d'ADN du donneur au receveur. Le mécanisme à l'origine du transfert d'ADN n'a pas encore été élucidé ; toutefois, des données récentes indiquent que l'ADN pourrait passer directement dans le pilus, qui est creux.

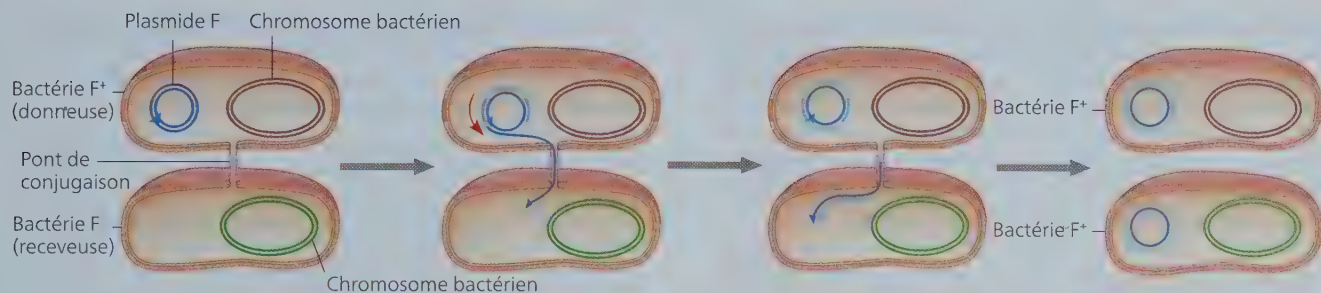
Dans tous les cas, l'aptitude à produire des pili et à transférer de l'ADN durant la conjugaison dépend de la présence d'un segment d'ADN appelé **facteur F** (F pour fertilité). Le facteur F d'*E. coli* compte environ 25 gènes, dont la plupart sont nécessaires à la production de pili. Comme le montre la **figure 27.13**, le facteur F peut être soit un plasmide, soit un segment d'ADN du chromosome bactérien.

Le facteur F sous forme de plasmide Quand il est porté par un plasmide, le facteur F s'appelle **plasmide F**. Les bactéries contenant le plasmide F se nomment F^+ ; elles agissent comme des donneuses d'ADN (figure 27.13a), alors que les bactéries dépourvues du facteur F (F^-) agissent comme receveuses d'ADN. L'état F^+ est transférable ; la bactérie F^+ transforme la bactérie F^- en bactérie F^+ si une copie complète du plasmide F^+ est transférée. Même si le plasmide F^+ n'est que partiellement transféré et que seule une partie de son ADN est transmise à la cellule receveuse, il s'agit maintenant d'une cellule recombinée.

Le facteur F dans le chromosome Lorsque le facteur F du donneur est intégré dans son chromosome, la conjugaison s'accompagne du transfert de gènes chromosomiques. Une bactérie dont le facteur F est intégré au chromosome est appelée *bactérie Hfr* (« à haute fréquence de recombinaison »). À l'instar de la bactérie F^+ , est transférable, la bactérie Hfr joue le rôle de donneuse pendant la conjugaison avec une bactérie F^- (figure 27.13b). Lorsque l'ADN chromosomique d'une bactérie Hfr pénètre dans une bactérie F^- , les régions homologues des chromosomes Hfr et F^- peuvent s'aligner et donner lieu à l'échange de segments d'ADN. Par conséquent, la bactérie receveuse devient une bactérie recombinée dont les gènes proviennent des chromosomes de deux bactéries différentes : une nouvelle variation génétique est ainsi soumise à l'évolution.

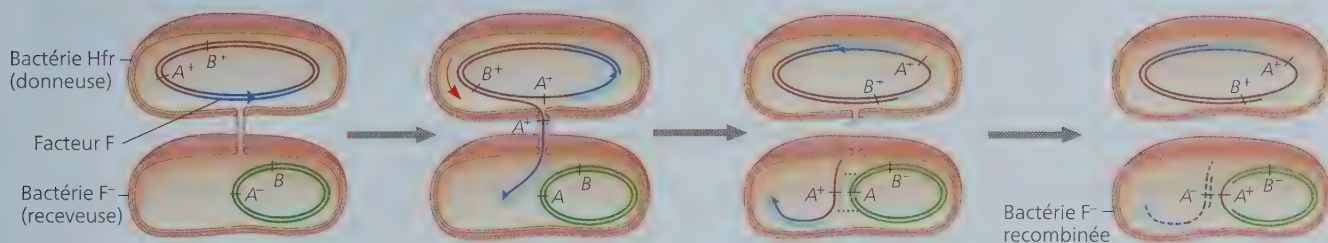


▲ **Figure 27.12 La conjugaison bactérienne.** La bactérie donneuse *E. coli*, à gauche, étend un pilus en direction de la bactérie receveuse et s'y fixe. C'est la première étape du transfert d'ADN. Le pilus est un tube flexible de sous-unités protéiques (MET).



- 1 Une bactérie qui porte un plasmide F (bactérie F⁺) forme un pont de conjugaison avec une bactérie F⁻. Un brin d'ADN du plasmide se rompt à l'endroit marqué par une pointe de flèche.
- 2 La bactérie synthétise un nouveau brin (en bleu clair) sur le modèle du brin non rompu. En même temps, le brin rompu se détache (flèche rouge) et l'une de ses extrémités pénètre dans la bactérie F⁻. C'est à ce moment que commence la synthèse de son brin complémentaire dans la bactérie F⁻.
- 3 La réplication de l'ADN se poursuit dans la bactérie donneuse et la bactérie receveuse, alors que le fragment de plasmide transféré s'enfonce dans la cellule receveuse.
- 4 Une fois achevés le transfert et la synthèse de l'ADN, le plasmide dans la bactérie receveuse prend sa forme circulaire. La bactérie receveuse est maintenant une bactérie recombinée F⁺.

(a) Conjugaison et transfert d'un plasmide F.



- 1 Dans une bactérie Hfr, le facteur F (en bleu foncé) s'intègre dans le chromosome bactérien. Puisqu'une bactérie Hfr renferme tous les gènes du facteur F, elle peut produire un pont de conjugaison avec une bactérie F⁻ et lui transférer de l'ADN.
- 2 Un des deux brins du facteur F se rompt et s'engage dans ce pont. La réplication de l'ADN se produit à la fois dans la bactérie donneuse et dans la bactérie receveuse, ce qui donne un ADN bicaténaire (les brins fils sont illustrés en bleu pâle).
- 3 Le pont de conjugaison se brise habituellement avant que l'ensemble du chromosome soit transféré. L'enjambement, à deux endroits (en pointillés), peut entraîner l'échange de gènes homologues entre l'ADN transféré (en brun) et le chromosome de la bactérie receveuse (en vert).
- 4 Les enzymes cellulaires désagrègent l'ADN linéaire qui n'a pas été incorporé dans le chromosome. La bactérie receveuse, qui contient à présent une nouvelle combinaison de gènes mais pas de facteur F, est une bactérie recombinée F⁻.

(b) Conjugaison et transfert d'une partie d'un chromosome d'une bactérie Hfr entraînant une

recombinaison. Les symboles A⁺/A⁻ et B⁺/B⁻ représentent les allèles des gènes A et B, respectivement.

▲ Figure 27.13 La conjugaison et la recombinaison chez *E. coli*. La réplication de l'ADN qui accompagne le transfert d'un plasmide F ou d'une partie d'un chromosome bactérien Hfr est appelée *réplication en cercle roulant*. En fait, le brin d'ADN parent, circulaire et intact, «se déroule» lorsque son autre brin se détache et qu'un nouveau brin complémentaire est synthétisé.

Les plasmides R et la résistance aux antibiotiques Au cours des années 1950, au Japon, des médecins ont remarqué que certains patients hospitalisés pour une dysenterie bactérienne (une maladie qui provoque une diarrhée grave) ne réagissaient pas aux antibiotiques qu'on leur avait prescrits. Pourtant, ces médicaments utilisés pour traiter ce type d'infection étaient considérés jusqu'alors comme efficaces. Certaines souches de *Shigella dysenteriae*, l'agent pathogène à l'origine de la maladie, étaient apparemment devenues résistantes aux antibiotiques administrés.

Les chercheurs ont fini par identifier les gènes de la résistance aux antibiotiques chez *S. dysenteriae* et chez d'autres bactéries pathogènes. Parfois, ce sont des mutations dans un gène chromosomique de la bactérie qui causent la résistance. Par exemple, une mutation dans un gène peut rendre moins probable le transport d'un antibiotique donné dans la cellule. Il arrive aussi

qu'une mutation dans un autre gène modifie la protéine intracellulaire cible sur laquelle agit l'antibiotique, réduisant ainsi son effet inhibiteur. Dans d'autres cas, certaines bactéries possèdent des gènes de résistance codant pour des enzymes qui détruisent justement des antibiotiques comme la tétracycline et l'ampicilline, ou encore en compromettent l'efficacité. Les gènes qui confèrent ce type de résistance se trouvent habituellement sur des plasmides appelés *plasmides R* (R pour résistance).

Si l'on expose une population bactérienne à un antibiotique donné, on tue les bactéries sensibles à ce produit, mais pas celles qui possèdent le plasmide R correspondant. Dans ces conditions, on pourrait avancer que la sélection naturelle favorisera la population de bactéries porteuses des gènes de résistance à l'antibiotique, et c'est exactement ce qui se produit. On devine facilement les conséquences cliniques de cette observation : les souches d'agents pathogènes résistants deviennent de plus en plus

nombreuses, ce qui complique le traitement de certaines infections bactériennes. Le problème se trouve aggravé par le fait que de nombreux plasmides R, tout comme les plasmides F, portent les gènes des pili sexuels et se transmettent donc d'une cellule bactérienne à l'autre par conjugaison. Pire encore, certains plasmides R portent des gènes qui confèrent une multirésistance, protégeant ainsi la bactérie contre une dizaine d'antibiotiques différents.

RETOUR SUR LE CONCEPT 27.2

- Même si les nouvelles mutations dans un gène surviennent rarement, elles peuvent augmenter de façon marquée la diversité génétique des populations procaryotes à chaque génération. Quelles sont les raisons qui expliquent ce phénomène ?
- Faites la distinction entre les trois mécanismes grâce auxquels une bactérie peut transférer de l'ADN à une autre bactérie.
- Dans un environnement qui change rapidement, quelle population bactérienne présente les meilleures chances de survie, celle qui comprend des individus capables de conjugaison ou celle qui n'en contient pas ? Expliquez votre réponse.
- ET SI ?** ► Si une bactérie non pathogène devait acquérir une résistance à des antibiotiques, cette souche présenterait-elle un risque pour l'humain ? Expliquez votre réponse. En général, quel rôle le transfert d'ADN entre les bactéries joue-t-il dans la propagation des gènes de résistance ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 27.3

De très nombreuses adaptations nutritionnelles et métaboliques sont apparues chez les procaryotes

L'importante variation génétique observée au sein des populations procaryotes se reflète dans leurs nombreuses adaptations nutritionnelles. On peut classer les procaryotes, comme tous les organismes, en fonction de leur mode de nutrition, c'est-à-dire de leur mode d'obtention de l'énergie et du carbone nécessaires à la constitution des molécules organiques qui composent les cellules. La diversité nutritionnelle est plus grande en général chez les procaryotes que chez les eucaryotes. En effet, tous les types de nutrition observés chez ces derniers existent chez les procaryotes, qui présentent en plus des modes de nutrition qui leur sont propres. Les procaryotes présentent un vaste éventail d'adaptations métaboliques, beaucoup plus grand que celui observé chez les eucaryotes.

Les espèces *phototrophes* utilisent la lumière comme source d'énergie, tandis que les *chimiotrophes* puisent leur énergie dans les substances chimiques de leur milieu. Les *autotrophes* sont des organismes dont la source de carbone est le dioxyde de carbone (CO₂) ou un composé inorganique. Les *hétérotrophes*, quant à eux, ont besoin d'au moins un nutriment organique, comme le glucose, pour synthétiser d'autres composés organiques. On peut combiner ces sources d'énergie et de carbone

possibles pour classer les organismes procaryotes selon quatre grandes catégories résumées au **tableau 27.1**.

Le rôle de l'O₂ dans le métabolisme

La molécule d'oxygène (O₂) constitue une autre variable métabolique chez les organismes procaryotes. Les **aérobies stricts** utilisent l'O₂ pour leur respiration cellulaire; ils ne peuvent croître sans lui. Par contre, les **anaérobies stricts** ne survivent pas en présence d'O₂. Certains anaérobies stricts subsistent uniquement grâce à la fermentation; d'autres extraient l'énergie chimique au moyen de la **respiration cellulaire anaérobie**, un mécanisme par lequel des substances autres que l'O₂, comme les ions nitrate (NO₃⁻) ou les ions sulfate (SO₄²⁻), acceptent des électrons dans la phase « descendante » de la chaîne de transport d'électrons. Quant aux **anaérobies facultatifs**, ils utilisent l'O₂ s'ils en trouvent, mais peuvent aussi recourir à la fermentation dans un milieu anaérobie.

Tableau 27.1 Les principaux modes de nutrition

Mode de nutrition	Source d'énergie	Source de carbone	Types d'organismes
AUTOTROPHE			
Photo-autotrophe	Lumière	CO ₂ , HCO ₃ ⁻ ou composé apparenté	Procaryotes photosynthétiques (les cyanobactéries, par exemple); végétaux en général; certains protistes (eucaryotes photosynthétiques simples, telles les algues)
Chimio-autotrophe	Substances chimiques inorganiques (H ₂ S, NH ₃ ou Fe ²⁺)	CO ₂ , HCO ₃ ⁻ ou composé apparenté	Certains procaryotes (<i>Sulfolobus</i> , par exemple)
HÉTÉROTROPHE			
Photo-hétérotrophe	Lumière	Composés organiques	Certains procaryotes aquatiques halophiles (<i>Rhodospirillum rubrum</i> , <i>Chloroflexus</i> , par exemple)
Chimio-hétérotrophe	Composés organiques	Composés organiques	De nombreux organismes procaryotes (<i>Clostridium</i> , par exemple) et de nombreux protistes, ainsi que les eumycètes, les animaux et certains végétaux

Le métabolisme de l'azote

Chez tous les organismes, l'azote est essentiel à la production des acides aminés et des acides nucléiques. Alors que les organismes eucaryotes ne peuvent utiliser que certains composés azotés, les procaryotes peuvent métaboliser de nombreuses formes d'azote. Par exemple, certaines cyanobactéries et

certaines méthanobactéries (un groupe d'archées) convertissent la molécule d'azote atmosphérique (N_2) en ammoniac (NH_3) par un processus appelé **fixation de l'azote**. Les cellules peuvent ensuite incorporer cet azote « fixé » à des acides aminés et à d'autres molécules organiques. Sur le plan nutritionnel, les cyanobactéries fixatrices d'azote comptent parmi les organismes les plus autonomes. Elles n'ont besoin pour croître que d'énergie lumineuse, de CO_2 , de N_2 , d'eau et de quelques minéraux.

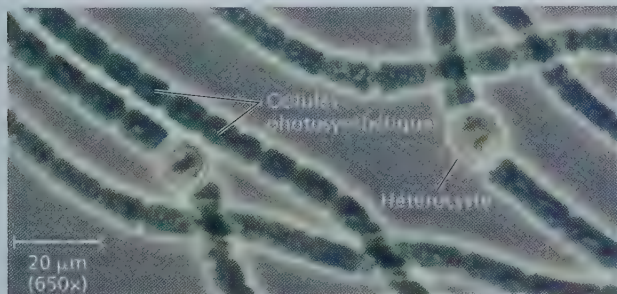
La fixation de l'azote a des effets importants sur d'autres organismes. Par exemple, les procaryotes fixateurs d'azote peuvent accroître l'azote disponible pour les végétaux. En effet, à défaut de pouvoir utiliser l'azote atmosphérique, les plantes peuvent consommer les composés azotés que produisent les procaryotes à partir de l'ammoniac. Le concept 55.4 traite des rôles essentiels, dont celui-là, que jouent les procaryotes dans les cycles de l'azote au sein des écosystèmes.

La coopération métabolique

Grâce à la coopération, les cellules procaryotes sont en mesure d'utiliser les ressources du milieu dont elles ne pourraient profiter individuellement. Dans certains cas, cette coopération a lieu entre des cellules spécialisées appartenant à une colonie. Ainsi, les cyanobactéries du genre *Anabaena* possèdent des gènes pour l'encodage des protéines nécessaires à la photosynthèse et à la fixation de l'azote. Cependant, une même cellule ne peut accomplir les deux processus en même temps, car la photosynthèse produit de l' O_2 , lequel inactive les enzymes qui participent à la fixation de l'azote. Au lieu de vivre isolée, *Anabaena* forme des colonies filamenteuses (figure 27.14). Dans un filament, la plupart des cellules n'effectuent que la photosynthèse et seules quelques cellules spécialisées, appelées **hétérocystes**, fixent l'azote. Chaque hétérocyste est entouré d'une paroi épaissie qui restreint l'entrée de l' O_2 produit par les cellules photosynthétiques voisines. Les jonctions intercellulaires leur permettent de transporter l'azote fixé jusqu'aux cellules adjacentes, en échange de glucides qu'elles ne peuvent fabriquer.

La coopération métabolique entre différentes espèces procaryotes a souvent lieu dans des colonies formant un film qui se dépose sur une surface. Ces colonies sont appelées *biofilms*, ou films biologiques. Les cellules qui en font partie sécrètent des molécules de signalisation qui attirent les cellules se trouvant à proximité, de sorte que les colonies s'agrandissent progressivement. Les cellules produisent aussi des polysaccharides et des

▼ **Figure 27.14** La coopération métabolique dans une colonie procaryote. Chez les cyanobactéries filamenteuses (*Anabaena* spp.), des hétérocystes fixent l'azote, tandis que les autres accomplissent la photosynthèse (MP).



protéines qui les font adhérer au substrat et les unes aux autres : les polysaccharides et les protéines forment la capsule, ou une couche gluante, comme on l'a vu auparavant dans ce chapitre. Le biofilm comporte des canaux qui permettent aux nutriments d'atteindre les cellules intérieures et aux déchets d'être expulsés. Les biofilms sont courants dans la nature, mais ils peuvent être sources de problèmes lorsqu'ils contaminent des produits industriels et de l'équipement médical, ou qu'ils contribuent à la carie dentaire et à d'autres problèmes de santé plus graves. Somme toute, les dommages que causent les biofilms entraînent des coûts annuels de plusieurs milliards de dollars.

Des procaryotes appartenant à différentes espèces ont aussi recours à la coopération. Par exemple, des bactéries et des archées qui absorbent respectivement du sulfate et du méthane coexistent sur le plancher océanique sous forme d'agrégats sphériques. Les bactéries semblent utiliser les déchets des archées, notamment des composés organiques et de l'hydrogène. En retour, elles produisent des composés du soufre que les archées utilisent comme oxydants lorsqu'elles métabolisent du méthane en l'absence d' O_2 . Ce partenariat a des répercussions à l'échelle planétaire : chaque année, ces archées utilisent approximativement 300 milliards de kilogrammes de méthane, un gaz qui contribue fortement à l'effet de serre (voir le concept 56.4).

RETOUR SUR LE CONCEPT 27.3

1. Expliquez les différences entre les quatre principaux modes de nutrition et indiquez quels sont ceux qui sont exclusifs aux procaryotes.
2. Une bactérie qui vit dans des cavernes privées de lumière n'a besoin que d'un acide aminé, la méthionine, comme nutriment organique. Quel est son mode de nutrition ? Expliquez votre réponse.
3. **ET SI ?** ▶ Décrivez ce que vous mangeriez comme repas si les humains, comme les cyanobactéries, pouvaient fixer l'azote.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 27.4

Les procaryotes ont divergé pour former un groupe de lignées diversifiées

Depuis leur apparition, il y a de cela 3,5 milliards d'années, les procaryotes ont divergé considérablement. Au fil du temps, ils ont cumulé un vaste éventail d'adaptations structurales et métaboliques qui, ensemble, leur ont permis de vivre dans tout environnement favorisant la vie. En effet, quel que soit le milieu considéré, il est clair qu'il y a des procaryotes s'il s'y trouve des organismes. Malgré leur capacité d'adaptation évidente, c'est seulement au cours des dernières décennies que les avancées réalisées en génomique ont permis de lever la voile sur toute l'ampleur de la diversité des procaryotes.

Un aperçu de la diversité des procaryotes

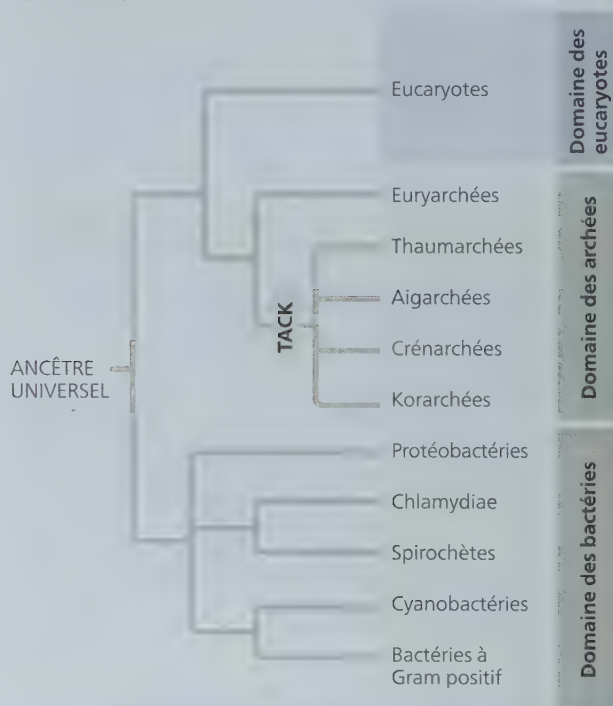
Dans les années 1970, les microbiologistes ont commencé à utiliser l'ARN de la plus petite sous-unité ribosomique comme

marqueur des liens de l'évolution. D'après les résultats ainsi obtenus, de nombreux procaryotes auparavant classés parmi les bactéries étaient en réalité davantage apparentés aux eucaryotes et appartenaient à un domaine distinct, celui des archées. Depuis, grâce à l'analyse d'un nombre considérable de données génétiques, dont plus de 1 700 génomes entiers, les microbiologistes ont découvert que quelques groupes taxinomiques traditionnels, comme les cyanobactéries, sont de type monophylétique. Toutefois, d'autres groupes traditionnels, par exemple les bactéries à Gram négatif, sont répartis entre plusieurs lignées. La **figure 27.15** représente une hypothèse phylogénétique portant sur quelques-uns des principaux groupes de procaryotes, selon la systématique moléculaire.

La diversité génétique des procaryotes est immense; c'est la première leçon que l'on doit tirer des travaux sur la phylogénèse de ces organismes. Lorsqu'ils ont commencé à effectuer le séquençage des gènes des procaryotes, les chercheurs devaient se contenter d'étudier seulement une petite fraction des espèces, qu'ils pouvaient cultiver en laboratoire. Dans les années 1980, on a commencé à utiliser l'amplification en chaîne par polymérase (PCR; voir la figure 20.8) pour analyser les gènes de procaryotes obtenus directement de l'environnement (par exemple

▼ **Figure 27.15** L'arbre phylogénétique simplifié des procaryotes.

Cet arbre, fondé sur des données moléculaires, représente les liens qui existent entre les principaux groupes de procaryotes. Certains liens sont présentés sous forme de polytomies afin d'illustrer leur ordre de divergence incertain. Des études récentes démontrent que les archées, les thaumarchées, les aigarchées, les crénaarchées et les korarchées sont étroitement apparentées. C'est pourquoi les taxonomistes les ont classés dans le supergroupe nommé «TACK», un acronyme formé à partir de la première lettre de leur nom.



HABILITÉS VISUELLES ► D'après cet arbre phylogénétique, quel domaine est le groupe frère des archées ?

d'échantillons de sol ou d'eau). Aujourd'hui; il est fréquent de recourir à ce type de «prospection génétique»; en fait, la **métagénomique** (voir le concept 21.1) permet aujourd'hui d'obtenir le génome complet de procaryotes à partir d'échantillons prélevés dans l'environnement. Ces techniques permettent d'ajouter chaque année de nouvelles branches à l'arbre de la vie. À ce jour, seulement 10 600 espèces de procaryotes dans le monde ont reçu un nom scientifique; or, selon certaines estimations, une seule poignée de sol fertile pourrait contenir 10 000 espèces de ces microorganismes. L'inventaire complet de leur diversité nécessitera encore de nombreuses années de recherche.

La seconde leçon à tirer de la systématique moléculaire est l'importance du rôle joué par le transfert horizontal de gènes dans l'évolution des procaryotes. Pendant des centaines de millions d'années, ces microorganismes ont acquis des gènes provenant d'espèces sans lien de parenté directe avec eux et ces transferts se poursuivent encore aujourd'hui. Par conséquent, d'importantes parties du génome de nombreux procaryotes constituent en fait des mosaïques de gènes importés d'autres espèces. Par exemple, dans une étude portant sur 329 génomes bactériens séquencés, on a découvert que, en moyenne, 75 % des gènes de chaque génome avaient fait l'objet d'un transfert horizontal à un certain moment au cours de leur histoire évolutive. Comme nous l'avons vu au concept 26.6, ces transferts horizontaux compliquent l'identification de la racine de l'arbre de la vie. Il est clair, néanmoins, que les procaryotes ont évolué pendant des milliards d'années en deux lignées distinctes, les bactéries et les archées (voir la figure 27.15).

Les bactéries

Comme l'illustre la **figure 27.16**, la grande majorité des espèces procaryotes connues sont des bactéries qui appartiennent tant aux espèces pathogènes, comme celles causant l'angine streptococcique et la tuberculose, qu'aux espèces utiles servant à la fabrication du fromage et du yogourt. Les bactéries recourent à différents modes de nutrition, mais même dans un petit groupe taxinomique, toutes les espèces ne présentent pas nécessairement le même mode nutritionnel. Comme nous le verrons, les capacités nutritionnelles et métaboliques des bactéries (et des archées) permettent de comprendre les effets considérables qu'elles ont sur la Terre et sur le vivant.

Les archées

Les archées ont certains points en commun avec les bactéries et d'autres avec les eucaryotes (**tableau 27.2**). Elles n'en possèdent pas moins de nombreuses caractéristiques exclusives, comme on peut s'y attendre d'un groupe d'organismes qui a suivi si longtemps une évolution distincte. Les archées se distinguent des bactéries notamment par l'absence d'espèces pathogènes pour les humains ou même pour les animaux.

Les premiers procaryotes classés dans le domaine des archées appartiennent à des espèces qui vivent là où peu d'autres organismes réussissent à survivre. Ces organismes portent le nom d'**extrémophiles** (du grec *philos*, «ami»), ce qui signifie qu'ils sont des «adeptes» des milieux extrêmes. Les extrémophiles comprennent les halophiles extrêmes et les thermophiles extrêmes.

Tableau 27.2 Comparaison des trois domaines du vivant

CARACTÉRISTIQUES	DOMAINES		
	Bactéries	Archées	Eucaryotes
Enveloppe nucléaire	Absente	Absente	Présente
Organites membraneux	Absents	Absents	Présents
Peptidoglycane dans la paroi cellulaire (si présente)	Présent	Absent	Absent
Lipides membranaires	Chaînes carbonées linéaires	Quelques chaînes carbonées ramifiées	Chaînes carbonées linéaires
ARN polymérase	Un type	Plusieurs types	Plusieurs types
Premier acide aminé dans la synthèse des protéines	Formyl-méthionine	Méthionine	Méthionine
Introns dans les gènes	Très rares	Présents dans certains gènes	Présents dans de nombreux gènes
Réaction à la streptomycine et au chloramphénicol (antibiotiques)	En général, inhibition de la croissance	Aucune inhibition de la croissance	Aucune inhibition de la croissance
Histones associées à l'ADN	Absentes	Présentes dans certaines espèces	Présentes
Chromosome en forme d'anneau	Présent	Présent	Absent
Capacité de croître à des températures supérieures à 100 °C	Non	Oui, chez certaines espèces	Non

Les **halophiles extrêmes** (du grec *halo*, «sel») vivent dans des milieux très salés, comme le Grand Lac Salé de l'Utah, aux États-Unis, la mer Morte, en Israël, et le lac d'Espagne de la figure 27.1. Certaines espèces ne font que tolérer la salinité, tandis que d'autres ont besoin d'un environnement passablement plus salé que l'eau de mer (dont la salinité est de 3,5%). Par exemple, les protéines et la paroi cellulaire d'*Halobacterium* présentent des caractéristiques singulières qui améliorent son fonctionnement dans les environnements extrêmement salés, mais compromettent sa survie lorsque le taux de salinité est inférieur à 9%.

Les **thermophiles extrêmes** (du grec *thermos*, «chaud») prospèrent à des températures qui inactiveraient pourtant la plupart des enzymes (figure 27.17). *Sulfolobus*, par exemple, habite des sources volcaniques sulfureuses à des températures qui peuvent atteindre 90 °C. De telles températures tuent les cellules de la plupart des organismes parce que leur ADN ne garde pas la forme d'une double hélice et que leurs protéines se dénaturent. *Sulfolobus* et d'autres thermophiles extrêmes ne connaissent pas ce sort parce que leur ADN et leurs protéines présentent des adaptations structurales et biochimiques qui assurent leur stabilité à haute température. L'un d'eux, que les scientifiques appellent simplement *strain 121* en raison de sa capacité à se reproduire

même à des températures allant jusqu'à 121 °C, vit près des cheminées hydrothermales situées en eau profonde. Un autre, *Pyrococcus furiosus*, est utilisé en biotechnologie comme source d'ADN polymérase pour la technique de l'amplification en chaîne par polymérase (PCR) (voir la figure 20.7).

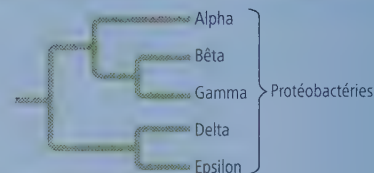
De nombreuses autres espèces d'archées vivent dans des environnements moins extrêmes. C'est le cas des **méthanogènes**, des archées qui utilisent le CO₂ pour oxyder le H₂ et qui rejettent du méthane comme sous-produit du mécanisme très particulier par lequel elles obtiennent l'énergie nécessaire à leurs besoins. Les archées méthanogènes comptent parmi les anaérobies les plus stricts; les molécules d'O₂ les empoisonnent. Certaines espèces vivent dans des environnements extrêmes, par exemple sous des kilomètres de glace au Groenland. D'autres sont présentes dans les marécages et les marais, un milieu dépourvu d'O₂ par suite de sa consommation par d'autres microorganismes. Le méthane formant des bulles à la surface de ces lieux était autrefois appelé gaz des marais. D'autres espèces habitent dans l'intestin des bovins, des termites et d'autres herbivores. Dans cet environnement anaérobie, elles jouent un rôle essentiel pour la nutrition de ces animaux. Les archées méthanogènes sont par ailleurs fort utiles aux êtres humains qui les utilisent comme décomposeurs dans le traitement des eaux usées.

De nombreux halophiles extrêmes et toutes les archées méthanogènes font partie du clade des euryarchées (du grec *eury*, «large», pour souligner la grande diversité et la multitude d'habitats de ces procaryotes). Ce groupe comprend aussi quelques archées thermophiles extrêmes. Cependant, la plupart des espèces thermophiles appartiennent à un autre clade, celui des créнарchées (du grec *cren*, «source», en référence aux sources hydrothermales). Des études métagénomiques ont permis d'établir que de nombreuses espèces d'euryarchées et de créнарchées ne sont pas extrémophiles. Ces espèces occupent divers habitats, allant des terres agricoles aux sédiments lacustres, en passant par les eaux de surface de l'océan.

L'actualisation de la phylogénèse des archées se poursuit grâce à de nouvelles découvertes. Par exemple, dans des études métagénomiques réalisées récemment, on a décrypté le génome de plusieurs espèces qui ne peuvent être classées parmi les euryarchées ou les créнарchées. Des analyses phylogénomiques montrent également que trois des nouveaux groupes découverts, soit les thaumarchées, les aigarchées et les korarchées, sont plus étroitement apparentés aux créнарchées qu'aux euryarchées. Ces découvertes ont mené à la création d'un «super-groupe» réunissant les thaumarchées, les aigarchées, les créнарchées et les korarchées (voir la figure 27.15). L'acronyme «TACK», utilisé pour désigner ce super-groupe, est d'ailleurs formé de la première lettre du nom de chacun de ces groupes. En 2015, la découverte des lokiarchées, un groupe étroitement apparenté aux thaumarchées, aux aigarchées, aux créнарchées et aux korarchées, a démontré toute l'importance du super-groupe TACK. En effet, il pourrait s'agir du groupe frère des eucaryotes recherché depuis si longtemps. Les caractéristiques des lokiarchées pourraient ainsi permettre d'élucider l'un des plus grands mystères de la biologie moderne: comment les eucaryotes sont-ils apparus à partir de leurs ancêtres procaryotes? Ces découvertes, et d'autres plus récentes, surviennent à un tel rythme qu'on peut aisément supposer que l'arbre de la figure 27.15 continuera d'évoluer avec la poursuite des recherches métagénomiques.

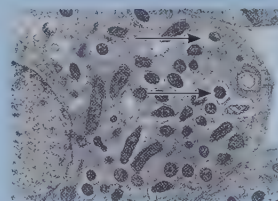
Les protéobactéries

Ce clade vaste et diversifié de bactéries à Gram négatif comprend des photoautotrophes, des chimioautotrophes et des hétérotrophes. Certaines protéobactéries sont anaérobies, et d'autres, aérobies. Les spécialistes de la systématique moléculaire distinguent cinq sous-groupes de protéobactéries; l'arbre phylogénétique ci-contre montre leurs liens de parenté, selon ce qu'en révèlent les données moléculaires.



Sous-groupe : les protéobactéries alpha (α)

De nombreuses espèces de protéobactéries α sont étroitement associées à des hôtes eucaryotes. Ainsi, les espèces du genre *Rhizobium* vivent dans des nodosités à l'intérieur des racines des légumineuses (famille du haricot, du trèfle, de la luzerne, etc.). Elles y convertissent le N₂ atmosphérique en composés que la plante hôte peut utiliser pour synthétiser des protéines. Les espèces du genre *Agrobacterium* sont des agents pathogènes qui provoquent la formation de tumeurs chez les végétaux. En génie génétique, on utilise ces bactéries pour incorporer un ADN étranger dans le génome de plantes cultivées. Des scientifiques pensent que les mitochondries se sont développées par endosymbiose à partir de protéobactéries α aérobies.



Rhizobium. Les flèches montrent la bactérie sise à l'intérieur des cellules de la racine d'une légumineuse (MET).

2,5 μm
(3 200x)

Sous-groupe : les protéobactéries bêta (β)

Diversifié sur le plan nutritionnel, le groupe des protéobactéries β comprend *Nitrosomonas*, une bactérie qui vit dans le sol et joue un rôle important dans le recyclage de l'azote dans les écosystèmes. En effet, *Nitrosomonas* oxyde l'ammonium (NH₄⁺) ou l'ammoniac (NH₃) et libère du nitrite (NO₂⁻) comme sous-produit. Parmi les autres membres de ce sous-groupe, on compte un vaste éventail d'espèces aquatiques, dont le photohétérotrophe *Rubrivivax*, ainsi que des agents pathogènes comme *Neisseria gonorrhoeae*, responsable de la gonorrhée, une infection transmissible sexuellement (ITS).

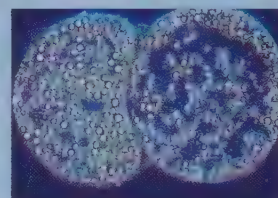


Nitrosomonas (MET, cliché coloré artificiellement).

1 μm
(1 000x)

Sous-groupe : les protéobactéries gamma (γ)

C'est le groupe de protéobactéries le plus vaste et le plus diversifié. Parmi les membres autotrophes, on trouve des bactéries sulfureuses comme *Thiomargarita namibiensis*. Cette bactérie obtient de l'énergie en oxydant la molécule de H₂S, ce qui produit des résidus de soufre (les petits globules apparaissant dans la micrographie ci-contre). Les protéobactéries hétérotrophes γ comptent quelques agents pathogènes, notamment *Legionella*, ainsi baptisée parce qu'elle cause une infection respiratoire connue sous le nom de « maladie du légionnaire », de même que *Salmonella*, parfois à l'origine d'intoxications alimentaires, et *Vibrio cholerae*, qui cause le choléra. *Escherichia coli*, un résident de l'intestin des humains et d'autres mammifères, n'est généralement pas pathogène.

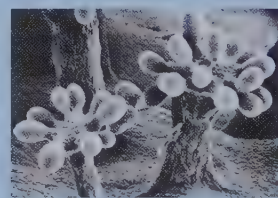


Thiomargarita namibiensis contient des résidus de soufre (MP).

100 μm
(80x)

Sous-groupe : les protéobactéries delta (δ)

Parmi les protéobactéries δ se trouve le groupe des myxobactéries, qui sécrètent un substrat gluant. Quand le sol s'assèche ou que la nourriture se fait rare, les cellules s'agglutinent et forment une « fructification » bulbeuse qui libère des « myxospores » résistantes. Ces bactéries fondent de nouvelles colonies dans des milieux favorables. Les protéobactéries δ incluent également le groupe des bdellovibrionacées, qui sont des prédateurs d'autres bactéries. *Bdellovibrio* poursuit sa proie à la vitesse de 100 μm/s (ce qui équivaut à 240 km/h pour un humain). L'attaque débute lorsqu'une *Bdellovibrio* s'attache à des molécules spécifiques sur la paroi externe d'autres espèces bactériennes. Le prédateur se transforme ensuite en perceuse, perforant sa proie à l'aide d'enzymes digestives et en tournant sur lui-même à la vitesse de 100 t/s (tours/seconde).

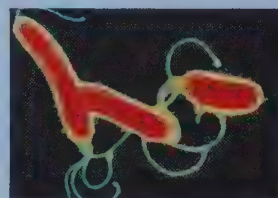


Fructifications de la myxobactérie *Chondromyces crocatus* (MEB).

300 μm
(20x)

Sous-groupe : les protéobactéries epsilon (ε)

La plupart des espèces de ce sous-groupe sont pathogènes pour les humains et d'autres animaux. Les protéobactéries ε comprennent notamment *Campylobacter jejuni*, qui cause la septicémie et des troubles inflammatoires de la paroi intestinale, et *Helicobacter pylori*, qui provoque des ulcères gastriques et duodénaux (dont la cause principale était, il n'y a pas si longtemps, attribuée au stress).

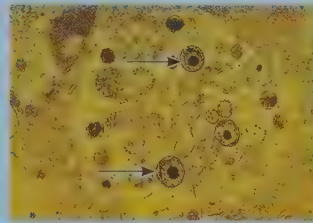


Helicobacter pylori (MET, cliché coloré artificiellement).

2 μm
(3 500x)

Les chlamydiae

Les chlamydiae sont des parasites incapables de survivre à l'extérieur des cellules animales; elles soutirent à leur hôte des ressources aussi fondamentales que l'ATP. La paroi à Gram négatif des chlamydiae se distingue par le fait qu'elle ne contient pas de peptidoglycane. L'espèce *Chlamydia trachomatis* est la cause la plus répandue de cécité dans le monde. Elle cause aussi l'urétrite non gonococcique, l'ITS la plus fréquente en Amérique du Nord.

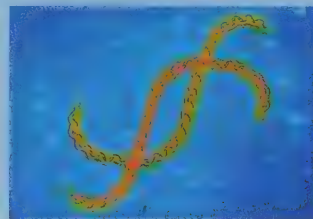


Chlamydia trachomatis (désignée par les flèches) vivant dans une cellule animale (MET, cliché coloré artificiellement).

2,5 μm
(4 400 \times)

Les spirochètes

Les spirochètes sont des hétérotrophes de forme hélicoïdale qui se déplacent en décrivant une spirale au moyen de filaments axiaux pivotants, semblables à des flagelles enroulés autour de la cellule. De nombreux spirochètes sont autonomes, mais certains sont des parasites pathogènes notoires. Ainsi, *Treponema pallidum* cause la syphilis, et *Borrelia burgdorferi*, la maladie de Lyme, ou borréliose.

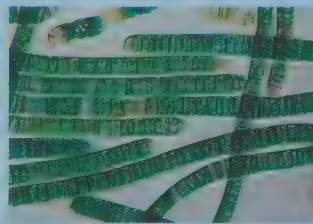


Spirochète *Leptospira* (MET, cliché coloré artificiellement).

5 μm
(2 000 \times)

Les cyanobactéries

Photoautotrophes à Gram négatif, les cyanobactéries sont les seuls procarotes capables de photosynthèse productrice d' O_2 . (En fait, on suspecte que les chloroplastes sont issus d'une cyanobactérie endosymbiotique.) Les cyanobactéries solitaires et filamenteuses sont présentes en abondance dans le phytoplancton dulcicole et marin, formant des colonies photosynthétiques qui dérivent près de la surface de l'eau. Certains filaments comprennent des cellules spécialisées dans la fixation de l'azote, processus métabolique qui convertit le N_2 atmosphérique en composés inorganiques pouvant servir à synthétiser les acides aminés et d'autres molécules organiques.



Oscillatoria, une cyanobactérie filamenteuse.

40 μm
(250 \times)

Les bactéries à Gram positif

Les bactéries à Gram positif rivalisent avec les protéobactéries pour ce qui est de la diversité. Un sous-groupe des bactéries à Gram positif, les actinobactéries (autrefois actinomycètes), forme des colonies ramifiées (le suffixe *mycète* vient rappeler que ces bactéries étaient autrefois confondues avec les eumycètes). Deux espèces faisant partie du groupe des actinobactéries (du genre *Mycobacterium*) causent la tuberculose et la lèpre. Cependant, la plupart des actinobactéries sont autonomes et participent à la décomposition des débris organiques dans le sol. Leurs sécrétions sont en partie à l'origine de l'odeur « terreuse » caractéristique des sols riches. Les sociétés pharmaceutiques cultivent les espèces vivant dans le sol du genre *Streptomyces* pour produire de nombreux antibiotiques, notamment la streptomycine.

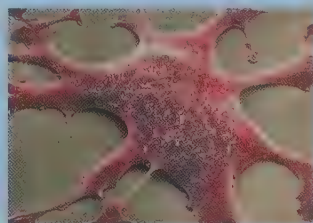
Les bactéries à Gram positif comprennent diverses espèces solitaires, telles que *Bacillus anthracis* qui cause la maladie du charbon. Font également partie de ce groupe *Clostridium botulinum*, qui cause le botulisme, et *C. difficile*, qui cause des maladies intestinales responsables du décès de plusieurs centaines de patients dans les hôpitaux du Québec chaque année depuis 2003. Les diverses espèces de *Staphylococcus* et de *Streptococcus* font aussi partie des bactéries à Gram positif (la bactérie « mangeuse de chair » appartient à l'espèce *Streptococcus pyogenes*).

Les mycoplasmes (photo du bas) sont les seules bactéries dépourvues de paroi cellulaire. Ce sont aussi, après les nanobactéries, les plus petites cellules connues. Avec un diamètre de 0,1 μm , elles sont seulement cinq fois plus grosses qu'un ribosome. Les mycoplasmes ont un petit génome: ainsi, *Mycoplasma genitalium* ne possède que 517 gènes. Bon nombre de mycoplasmes sont des bactéries autonomes qui vivent dans le sol, mais certains sont pathogènes.



Streptomyces, source de nombreux antibiotiques (MEB).

5 μm
(2 500 \times)



Des centaines de mycoplasmes recouvrent ce fibroblaste humain (MEB, cliché coloré artificiellement).

25 μm
(500 \times)

▼ **Figure 27.17** Des thermophiles extrêmes. Des colonies de procaryotes thermophiles de couleur jaune et orange prolifèrent dans l'eau chaude du Grand Prismatic Spring du parc national de Yellowstone.



FAITES DES LIENS ► Relisez l'exposé sur les enzymes que présente le concept 8.4. Qu'est-ce qui distingue les enzymes des thermophiles de celles des autres organismes ?

RETOUR SUR LE CONCEPT 27.4

1. Expliquez pourquoi la systématique moléculaire et la métagénomique ont contribué à améliorer notre compréhension de la phylogénèse des procaryotes.
2. **ET SI ?** ► Qu'est-ce que la découverte d'une espèce bactérienne méthanogène laisserait entrevoir quant à l'évolution de la voie métabolique productrice de méthane ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 27.5

Les procaryotes remplissent des fonctions essentielles dans la biosphère

Si, dès demain, les humains disparaissaient de la planète, la vie sur Terre serait différente pour de nombreuses espèces, mais peu d'entre elles disparaîtraient. Les procaryotes, par contre, sont si indispensables à la biosphère que leur disparition ne laisserait à toutes les autres formes de vie qu'une bien faible chance de survie.

Le recyclage des éléments chimiques

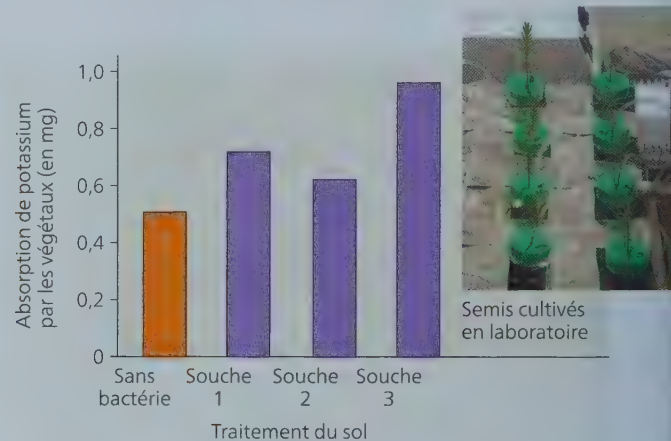
Les atomes qui constituent les molécules organiques présentes dans tous les organismes vivants faisaient auparavant partie des composés inorganiques du sol, de l'air et de l'eau. Ils finissent

d'ailleurs par en faire partie de nouveau. Les écosystèmes dépendent de la circulation continue des éléments chimiques entre les composants vivants et non vivants de l'environnement, et les procaryotes jouent un rôle essentiel dans ce processus. Ainsi, les procaryotes chimiohétérotrophes agissent à titre de **décomposeurs**, c'est-à-dire qu'ils dégradent les organismes morts et les déchets, libérant du même coup des réserves de carbone, d'azote et d'autres éléments. Sans l'action des procaryotes et d'autres décomposeurs comme les eumycètes, toute vie terrestre cesserait. (Voir le concept 55.4, qui traite en détail des cycles des éléments chimiques.)

Les procaryotes transforment également les molécules, les rendant ainsi assimilables par d'autres organismes. Les cyanobactéries et d'autres procaryotes autotrophes utilisent du CO_2 pour produire des composés organiques, comme le glucose, qui circulent ensuite jusqu'aux niveaux les plus élevés des chaînes alimentaires. Quant aux cyanobactéries, elles produisent de l' O_2 atmosphérique, et divers procaryotes fixent le N_2 atmosphérique sous des formes que d'autres organismes peuvent utiliser pour fabriquer des protéines et des acides nucléiques. En outre, dans certaines conditions, les procaryotes peuvent accroître la disponibilité des nutriments essentiels à la croissance des plantes, comme l'azote, le phosphore et le potassium (**figure 27.18**). Les procaryotes peuvent aussi *réduire* l'apport nutritif d'éléments importants en « immobilisant » les nutriments qu'ils utilisent pour synthétiser les molécules constitutives et fonctionnelles de leurs cellules. Les procaryotes ont donc des effets complexes sur la concentration des nutriments présents dans le sol. Une étude réalisée en 2005 a révélé que, dans les environnements marins, une archée du clade des cré-narchées est capable de nitrification, une étape importante du cycle de l'azote (voir la figure 55.14). Les populations de

▼ **Figure 27.18** L'effet des bactéries sur l'apport nutritif des sols.

Les semis de pins cultivés dans des sols stériles auxquels on a ajouté l'une ou l'autre des trois souches de *Burkholderia glathei* ont absorbé plus de potassium (K) que les semis cultivés dans un sol dépourvu de bactéries. D'autres résultats (non présentés ici) montrent que la souche 3 accroît la libération de potassium provenant des minéraux du sol.



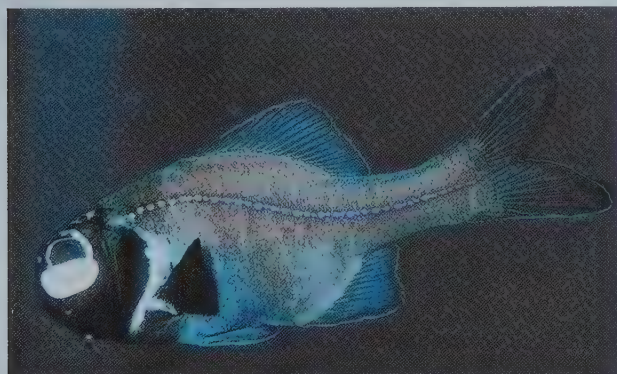
ET SI ? ► Estimez la quantité moyenne de potassium absorbé par les semis dans les sols enrichis de bactéries. Selon vous, à quoi ressembleraient ces moyennes si les bactéries n'avaient aucun effet sur l'apport nutritif ?

crénarchées surpassent toutes les autres populations de procaryotes dans les océans qui, selon les estimations, compteraient 10^{28} crénarchées au total, soit 20% de tous les procaryotes océaniques réunis. L'abondance prodigieuse de ces organismes donne à penser qu'ils jouent un rôle important dans le cycle de l'azote; les scientifiques explorent cette possibilité.

Les interactions écologiques

Les procaryotes jouent un rôle crucial dans de nombreuses interactions écologiques. Prenons l'exemple de la **symbiose**, qui désigne les relations écologiques qu'entretiennent des organismes d'espèces différentes vivant en contact direct. (Ce terme a été formé à partir des mots *sun*, «avec», et *bios*, «vie», ce qui signifie «vie avec» ou «vie commune».) Les procaryotes forment souvent des associations symbiotiques avec des organismes beaucoup plus gros qu'eux. En général, le plus gros des deux organismes constitue l'**hôte** et le plus petit se nomme **symbionte** (ou *symbiote*). Il existe de nombreux cas de **mutualisme**, dans lequel un procaryote et son hôte entretiennent une relation écologique qui profite aux deux espèces (**figure 27.19**). D'autres interactions prennent la forme du **commensalisme**, c'est-à-dire d'une relation qui procure des avantages à une seule des deux espèces, sans toutefois nuire à l'autre ni l'aider de manière marquée. Par exemple, plus de 150 espèces de bactéries vivent à la surface du corps humain et recouvrent des portions de la peau à raison de 10 millions de cellules par centimètre carré. Certaines de ces espèces sont commensales: elles se nourrissent du sébum sécrété par nos glandes sébacées et elles vivent sur notre peau sans causer de torts ou de bienfaits particuliers. Enfin, certains procaryotes se livrent au **parasitisme**, une relation écologique dans laquelle un **parasite** mange le contenu des cellules, les tissus ou les liquides organiques de son hôte. En groupe, les parasites nuisent à leur hôte sans le tuer, du moins pas sur-le-champ (comme le ferait un prédateur). Les parasites qui causent des maladies sont des *agents pathogènes* et nombre d'entre eux sont des procaryotes. (Le concept 54.1 traite plus en détail du mutualisme, du commensalisme et du parasitisme.)

▼ **Figure 27.19** Un cas de mutualisme: des «phares» bactériens. L'ovale lumineux situé sous l'œil de ce poisson des grands fonds, *Photoblepharon palpebratus*, est un organe qui contient des bactéries symbiotiques bioluminescentes. Le poisson se sert de ses «phares» pour attirer des proies et signaler sa présence à d'éventuels partenaires. La bactérie reçoit des nutriments du poisson.



L'existence même d'un écosystème dépend des procaryotes. La grande diversité écologique qu'abritent les cheminées hydrothermales constitue un bon exemple de leur contribution essentielle. Ces communautés sont densément peuplées de toutes sortes d'animaux, dont des vers, des myes, des crabes et des poissons. Comme la lumière du soleil n'atteint pas le fond de l'océan, aucun organisme photosynthétique n'y vit. La communauté sous-marine tire donc son énergie de l'activité métabolique des bactéries chimioautotrophes. Ces bactéries produisent de l'énergie chimique à partir de composés comme l'hydrogène sulfuré (H_2S) que libèrent les cheminées hydrothermales. Quand elles sont actives, ces cheminées hébergent des centaines d'espèces de procaryotes, mais si elles devaient cesser de libérer des substances chimiques, les bactéries chimioautotrophes ne pourraient survivre et la communauté environnante disparaîtrait.

RETOUR SUR LE CONCEPT 27.5

1. Même si, individuellement, les procaryotes sont minuscules, ils ont collectivement des effets considérables sur la Terre et sur le vivant. Expliquez pourquoi il en est ainsi.
2. **FAITES DES LIENS** ► Examinez la figure 10.6, puis résumez les grandes étapes par lesquelles les cyanobactéries produisent l' O_2 et utilisent le CO_2 pour engendrer des composés organiques.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 27.6

Les procaryotes ont sur les humains des effets tant bénéfiques que défavorables

Les procaryotes les plus connus sont généralement les bactéries qui causent des maladies chez les humains. Pourtant, ces agents pathogènes ne représentent qu'une infime partie des espèces procaryotes. De nombreux autres procaryotes entretiennent avec les humains des relations bénéfiques; ils constituent même des outils indispensables dans les domaines de l'agriculture et de l'industrie.

Les bactéries mutualistes

Comme chez beaucoup d'eucaryotes, le bien-être des humains dépend des procaryotes mutualistes. Ainsi, on estime que l'intestin des humains contient de 500 à 1 000 espèces de bactéries dont les cellules sont plus nombreuses que la totalité des cellules du corps humain. Toutes les régions de l'intestin n'abritent pas les mêmes espèces, qui se distinguent selon leur aptitude à métaboliser différents aliments. Bon nombre de ces espèces sont mutualistes: elles digèrent les aliments que notre intestin ne peut dégrader. Le génome de l'un de ces mutualistes intestinaux, *Bacteroides thetaiotaomicron*, comprend un vaste ensemble de gènes qui participent à la synthèse des glucides, des vitamines et d'autres nutriments nécessaires aux humains. En outre, cette bactérie émet des signaux qui activent les gènes humains qui construisent le réseau de vaisseaux sanguins intestinaux par

lesquels sont absorbés les nutriments. D'autres signaux déclenchent chez les cellules humaines la production de composés antimicrobiens auxquels *B. thetaiotaomicron* est insensible. Cette action peut réduire les populations d'autres espèces concurrentes, ce qui est avantageux à la fois pour *B. thetaiotaomicron* et pour son hôte humain.

Les bactéries pathogènes

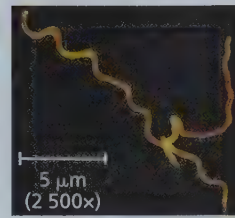
Tous les procaryotes pathogènes que nous connaissons sont des bactéries et ils ont à cet égard une mauvaise réputation bien méritée. Les bactéries sont à l'origine d'environ la moitié des maladies qui affligent l'être humain. Par exemple, plus d'un million de personnes meurent chaque année de tuberculose, une maladie pulmonaire causée par le bacille *Mycobacterium tuberculosis*, et deux autres millions succombent à diverses affections diarrhéiques provoquées par différentes bactéries.

Certaines maladies bactériennes sont transmises par d'autres espèces, comme les puces ou les tiques. Aux États-Unis, la maladie transmise le plus fréquemment par des animaux est la maladie de Lyme (ou borreliose), qui contamine de 15 000 à 20 000 personnes chaque année (figure 27.20). Causée par une bactérie transmise par des tiques qui vivent sur les cerfs et les mulots, la maladie de Lyme peut entraîner une arthrite invalidante, des affections cardiaques, des troubles nerveux et la mort, si elle n'est pas traitée.

Les procaryotes pathogènes causent en général des maladies en produisant des toxines. Les **exotoxines** sont des protéines sécrétées par certaines bactéries et par d'autres organismes. Le choléra, une affection entérique dangereuse, est causé par une exotoxine produite par la protéobactérie *Vibrio cholerae*. L'exotoxine agit sur les cellules intestinales, qui libèrent des ions chlore dans l'intestin, où l'eau pénètre ensuite par osmose. C'est aussi le cas du botulisme, une maladie potentiellement mortelle causée par la toxine botulinique qui provoque la paralysie des muscles respiratoires (c'est d'ailleurs sur cette propriété paralysante que reposent les traitements esthétiques au botox utilisés pour réduire les rides du visage). Cette exotoxine est sécrétée par *Clostridium botulinum*, une bactérie à Gram positif, qui fait fermenter divers aliments, notamment la viande, les fruits de mer et les légumes mis en conserve de manière inadéquate. Comme d'autres exotoxines, la toxine botulinique peut exercer ses effets nocifs même si la bactérie qui la produit n'est plus présente au moment où les aliments sont consommés. Une autre espèce du même genre, *C. difficile*, produit des exotoxines qui causent une diarrhée grave. Aux États-Unis seulement, on estime que plus de 12 000 personnes meurent chaque année des suites d'une infection par *C. difficile*.

Les **endotoxines** sont des lipopolysaccharides qui entrent dans la constitution de la membrane externe de la paroi de certaines bactéries à Gram négatif. Contrairement aux exotoxines, elles ne sont libérées qu'au moment où la cellule meurt et où sa paroi se rompt. Parmi les bactéries produisant des endotoxines figurent celles du genre *Salmonella*, comme *Salmonella typhi*, qui cause la fièvre typhoïde. On entend souvent parler, par ailleurs, des intoxications alimentaires causées par d'autres espèces de *Salmonella* qui se trouvent dans la volaille, les œufs et sur certains fruits et légumes.

À partir du 19^e siècle, l'amélioration des conditions sanitaires dans les pays industrialisés a grandement contribué à réduire la menace que représentent les bactéries pathogènes. De même,



◀ **Figure 27.20 La maladie de Lyme.** Les tiques du genre *Ixodes* répandent la maladie en transmettant des spirochètes du genre *Borrelia* (MEB, cliché coloré artificiellement). Une éruption cutanée apparaît généralement au siège de la piqûre de la tique; l'éruption peut être plus ou moins étendue et de forme circulaire comme on le voit sur cette photo, ou beaucoup moins prononcée.



les antibiotiques ont sauvé un grand nombre de vies et réduit la fréquence des maladies. Toutefois, bien des souches bactériennes sont en train d'acquérir une résistance aux antibiotiques. Comme nous l'avons mentionné plus tôt, sous l'effet de la sélection naturelle, la reproduction rapide des bactéries permet aux cellules porteuses de gènes de résistance de se multiplier promptement, sans compter que ces gènes peuvent atteindre d'autres espèces par transfert horizontal.

Le transfert horizontal de gènes peut aussi répandre des gènes associés à la virulence, transformant ainsi des bactéries normalement inoffensives en agents pathogènes mortels. Par exemple, *E. coli* est un symbionte habituellement inoffensif hébergé dans l'intestin de l'humain, mais de nouvelles souches pathogènes de cette bactérie causent une diarrhée sanglante. L'une des souches les plus dangereuses, O157:H7, constitue une menace mondiale. Souvent présente dans des produits du bœuf contaminés, la souche O157:H7 est à l'origine de milliers d'intoxications alimentaires chaque année. L'incidence des infections qu'elle provoque est comparable d'un pays à l'autre; elle est de l'ordre de 15 à 25 cas par 100 000 habitants.

Des scientifiques ont procédé au séquençage de son génome et l'ont comparé à celui d'une souche inoffensive d'*E. coli* appelée K-12. Ils ont découvert que 1 387 des 5 416 gènes de O157:H7 n'ont aucune contrepartie chez K-12. Nombre de ces 1 387 gènes sont situés dans des régions chromosomiques contenant de l'ADN de bactériophages. Ces observations donnent à penser qu'au moins quelques-uns de ces 1 387 gènes ont été incorporés au génome de O157:H7 par transfert horizontal de gènes, fort probablement sous l'action de bactériophages (par transduction). Des gènes présents uniquement chez *E. coli* O157:H7 sont associés à des facteurs de virulence; certains de ces gènes codent pour les *fimbriae*, des structures grâce auxquelles la bactérie s'attache à la paroi intestinale et en extrait les nutriments.

L'utilisation des procaryotes pour la recherche et la technologie

Pour continuer sur une note plus positive, mentionnons que les humains tirent de nombreux bienfaits des capacités

métaboliques des bactéries et des archées. Par exemple, nous utilisons depuis longtemps les bactéries pour transformer le lait en fromage et en yogourt. On a également recours à des bactéries dans la production du pepperoni, du chou fermenté (choucroute), du vinaigre, et parfois pour assister les fermentations des levures ou des moisissures dans la production de sauce soya, de bière, de vin et de kombucha.

Ces dernières années, les nouvelles connaissances acquises sur les procaryotes ont conduit à une explosion de nouvelles applications en biotechnologie. L'utilisation d'*E. coli* pour le

clonage moléculaire (voir la figure 20.4) et de l'ADN polymérase de *Pyrococcus furiosus* pour la technique PCR (voir la figure 20.7) en sont deux exemples. Grâce au génie génétique, il est maintenant possible de modifier certaines bactéries pour produire des vitamines, des antibiotiques, des hormones et d'autres produits (voir le concept 20.1). De plus, les bactéries présentes naturellement dans le sol pourraient être une source de nouveaux antibiotiques dont on a tant besoin, comme vous le verrez dans la rubrique **Habilités scientifiques**.

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

HABILETÉS SCIENTIFIQUES

► Morceau de plastique utilisé pour la culture de la bactérie des sols.



Calculer et interpréter les moyennes et les erreurs types

■ LES ANTIBIOTIQUES ISOLÉS DES BACTÉRIES DES SOLS PEUVENT-ILS AIDER À COMBATTRE LES BACTÉRIES RÉSIDANTES AUX MÉDICAMENTS? ■

Les bactéries des sols synthétisent les antibiotiques qui leur permettent de se défendre contre les espèces qui les attaquent ou qui leur font concurrence. Pourtant, à ce jour, il est impossible d'utiliser ces bactéries pour mettre au point de nouveaux médicaments, car 99 % d'entre elles ne peuvent être cultivées à l'aide des techniques de laboratoire habituelles. Pour résoudre ce problème, les chercheurs ont mis au point une méthode qui rend possible la culture des bactéries des sols dans un milieu ressemblant à leur environnement naturel. C'est d'ailleurs grâce à cette méthode qu'on a pu mettre au point un nouvel antibiotique, la teixobactine. Dans cet exercice, vous calculerez les moyennes et les erreurs types d'une expérience visant à évaluer l'efficacité de la teixobactine contre le SARM (*Staphylococcus aureus* résistant à la méthicilline; voir la figure 22.14).

■ MÉTHODE ■ Les chercheurs ont percé de petits trous dans un petit morceau de plastique et les ont remplis d'une solution aqueuse contenant de la gélose, dans laquelle ils ont déposé une bactérie provenant d'un échantillon de sol. La dilution avait été étalonnée de sorte qu'une seule bactérie pouvait croître dans chaque trou. Une fois la gélose figée, le morceau de plastique était placé dans un contenant reproduisant l'environnement naturel (sol) de la bactérie; les nutriments et les autres matières essentielles des sols diffusaient ainsi dans la gélose, permettant ainsi à la bactérie de croître.

Après avoir isolé la teixobactine à partir d'une bactérie du sol, les chercheurs ont effectué l'expérience suivante: des souris infectées par des SARM ont reçu des doses faibles (1 mg/kg) ou élevées (5 mg/kg) de teixobactine ou de vancomycine, un antibiotique présentement commercialisé. Dans le groupe témoin, les souris infectées par les SARM n'ont reçu aucun antibiotique. Après 26 heures, les chercheurs ont prélevé des échantillons chez les souris infectées et ils ont estimé le nombre de colonies de *S. aureus* dans chacun d'eux. Les résultats ont été rapportés sur une échelle logarithmique; il est à noter qu'une diminution de 1,0 sur cette échelle correspond à une réduction du nombre de SARM par un facteur de 10.

■ RÉSULTATS ■

Traitement	Dose (mg/kg)	Logarithme du nombre de colonies	Moyenne (\bar{x})
Témoin	—	9,0; 9,5; 9,0; 8,9	
Vancomycine	1,0	8,5; 8,4; 8,2	
	5,0	5,3; 5,9; 4,7	
Teixobactine	1,0	8,5; 6,0; 8,4; 6,0	
	5,0	3,8; 4,9; 5,2; 4,9	

Source des données: L. Ling et coll., A new antibiotic kills pathogens without detectable resistance, *Nature* 517: 455-459 (2015).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. La moyenne (\bar{x}) d'une variable correspond à la somme des données divisée par le nombre d'observations (n):

$$\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n}$$

Dans cette formule, x_i correspond à la valeur d'une observation donnée (i) de la variable; le symbole Σ indique qu'il faut additionner les valeurs n de x . Calculez la moyenne pour chaque traitement.

2. Utilisez les résultats obtenus à la question 1 pour évaluer l'efficacité de la vancomycine et de la teixobactine.
3. Il est possible d'estimer la variation dans un ensemble de données en calculant l'écart type (s):

$$s = \sqrt{\frac{1}{n-1} \sum (x_i - \bar{x})^2}$$

Calculez l'écart type pour chaque traitement.

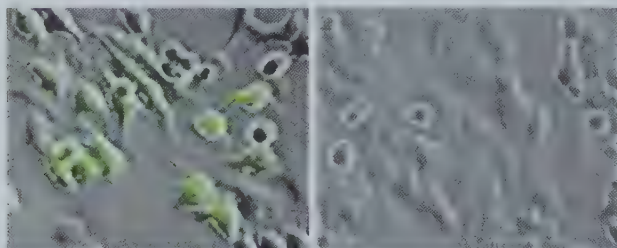
4. À l'aide la formule suivante, calculez l'erreur type (SE, pour *standard error*), qui indique dans quelle mesure la moyenne varierait si l'expérience était répétée:

$$SE = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

En règle générale, lorsqu'une expérience est répétée, la nouvelle moyenne se situe à plus ou moins deux erreurs types de la première moyenne (soit dans l'intervalle $\bar{x} \pm 2SE$). Calculez $\bar{x} \pm 2SE$ pour chaque traitement, puis vérifiez si les intervalles se chevauchent. Interprétez ensuite vos résultats.

Récemment, le système CRISPR-Cas des procaryotes, qui aide les bactéries et les archées à se protéger contre les attaques des virus (voir la figure 19.7), a été utilisé dans la mise au point d'une technique efficace permettant de modifier les gènes dans la quasi-totalité des organismes. Dans le génome de nombreux procaryotes, de courtes séquences d'ADN se répètent. Ces séquences, nommées CRISPR (pour *clustered regularly interspaced short palindromic repeats*), interagissent avec les protéines Cas (CRISPR-associées). Les protéines Cas, qui agissent de concert avec un «ARN guide» produit par la région CRISPR, peuvent découper toute séquence d'ADN vers laquelle elles sont dirigées. Aussi, les scientifiques ont tiré profit de ce système en introduisant une protéine Cas (Cas9) liée à un ARN guide dans les cellules dont ils souhaitaient modifier l'ADN (voir la figure 20.14). Il existe d'autres applications possibles du **système CRISPR-Cas9**, qui a notamment ouvert de nouvelles pistes de recherche sur le VIH, le virus à l'origine du sida (figure 27.21). Bien qu'il soit possible d'utiliser le système CRISPR-Cas9 de différentes façons, la prudence est de mise afin d'éviter les conséquences imprévues qui pourraient découler de l'application d'une nouvelle technique ultrapuissante.

▼ **Figure 27.21** Le système CRISPR: ouverture de nouvelles pistes de recherche pour le traitement du VIH. (a) Dans les expériences de laboratoire, les cellules humaines non traitées (témoins) étaient sensibles à une infection par le VIH, le virus causant le sida. (b) En revanche, les cellules traitées avec un système CRISPR-Cas9 ciblant le VIH montraient une résistance à l'infection virale. Le système CRISPR-Cas9 permettait également d'éliminer les provirus du VIH (voir la figure 19.9) qui s'étaient intégrés à l'ADN des cellules humaines.



(a) **Cellules témoins.** La couleur verte montre une infection par le VIH.

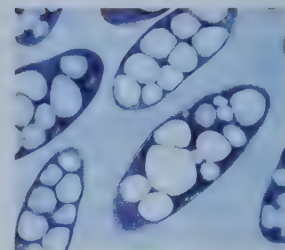
(b) **Cellules expérimentales.** Ces cellules ont été traitées avec un système CRISPR-Cas9 ciblant le VIH.

Les bactéries peuvent également être utilisées à d'autres fins, notamment pour diminuer notre consommation de pétrole. Pensons seulement à l'industrie des plastiques. À l'échelle mondiale, cette industrie produit annuellement quelque 150 millions de tonnes de plastique à partir du pétrole pour en faire des jouets, des contenants, des bouteilles de boisson gazeuse et une foule d'autres articles. Ces produits se dégradent lentement et causent des problèmes environnementaux. Or, certaines bactéries produisent des bioplastiques (figure 27.22). Par exemple, certaines bactéries synthétisent un type de polymère appelé PHA (pour polyhydroxyalkanoate), qu'elles utilisent pour emmagasiner de l'énergie chimique. Il est possible d'extraire les PHA qu'elles produisent et d'en faire des pastilles destinées à la fabrication de plastiques durables et biodégradables.

Des chercheurs tentent de réduire notre consommation de carburants fossiles en développant une bactérie capable de produire de l'éthanol à partir de diverses formes de biomasse, par exemple de déchets agricoles, notamment du panic érigé (*Panicum virgatum*, une céréale) et du maïs.

Les procaryotes sont en outre les principaux agents de la **bio-restauration**, dans laquelle on se sert d'organismes pour éliminer les polluants du sol, de l'air ou de l'eau. Ainsi, des bactéries anaérobies et des archées décomposent la matière organique contenue dans les eaux usées et la convertissent en une substance qui, une fois stérilisée chimiquement, peut servir de matériau de remblai ou d'engrais. D'autres applications de la biorestauration consistent à utiliser des bactéries pour nettoyer les lieux après les déversements de pétrole (figure 27.23) et à précipiter des matières radioactives (comme l'uranium) hors des eaux souterraines.

L'utilité des procaryotes provient en grande partie de la diversité de leurs modes nutritionnels et de leur métabolisme. Cette polyvalence métabolique a été acquise avant les innovations structurales qui ont ouvert la voie à l'évolution des organismes eucaryotes, sujet dont traite le reste de la présente partie de cet ouvrage.



▲ **Figure 27.22** Une bactérie synthétise et entrepose le PHA, un composant des plastiques biodégradables.



◀ **Figure 27.23** Biorestauration après un déversement de pétrole. La vaporisation d'engrais stimule la croissance d'une bactérie autochtone qui métabolise le pétrole, ce qui accélère par un facteur de 5 le processus de décomposition.

RETOUR SUR LE CONCEPT 27.6

1. Donnez au moins deux exemples des effets positifs qu'ont les procaryotes sur votre vie d'aujourd'hui.
2. Une toxine d'une bactérie pathogène cause des symptômes qui accroissent le risque de propagation de cette bactérie. Cette information vous permet-elle de savoir s'il s'agit d'une exotoxine ou d'une endotoxine? Expliquez votre réponse.
3. **ET SI ?** ► Quelle influence un changement brusque et important dans votre alimentation pourrait-il avoir sur la diversité des espèces procaryotes vivant dans votre tube digestif?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RÉVISION DU CHAPITRE 27

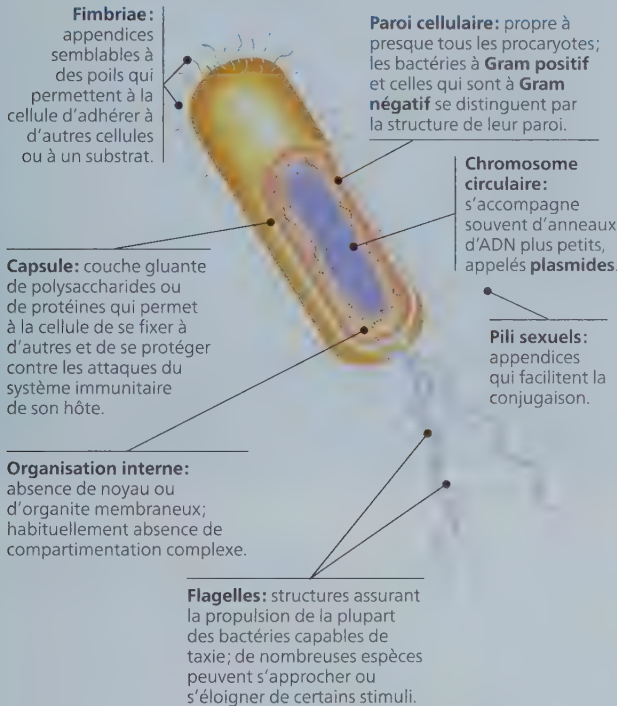


Consultez votre **MANUEL NUMÉRIQUE**, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 27.1

Des adaptations structurales, fonctionnelles et génétiques contribuent au succès des procaryotes (p. 628 à 632)



- De nombreuses espèces procaryotes se reproduisent rapidement par un mode de division cellulaire appelé scissiparité, ce qui permet la formation de très vastes populations.

? Décrivez les caractéristiques qui permettent aux procaryotes de se développer dans un vaste éventail d'environnements.

CONCEPT 27.2

La reproduction et les mutations fréquentes, de même que les recombinaisons génétiques, favorisent la diversité génétique des procaryotes (p. 632 à 636)

- Les procaryotes prolifèrent rapidement quand ils sont placés dans des conditions propices. Leurs mutations peuvent entraîner des variations génétiques fréquentes au sein d'une population bactérienne. Aussi, les populations procaryotes sont capables d'évoluer sur une courte période en réponse à des conditions changeantes.
- La recombinaison d'ADN de deux cellules bactériennes différentes (par transformation, transduction ou conjugaison) ajoute encore à la diversité génétique des procaryotes. En transférant des allèles

avantageux, comme ceux de la résistance aux antibiotiques, la recombinaison génétique favorise l'évolution par adaptation au sein des populations procaryotes.

? Les mutations sont rares et les procaryotes se reproduisent en mode asexué; leurs populations n'en présentent pas moins une grande diversité génétique. Comment peut-on l'expliquer?

CONCEPT 27.3

De très nombreuses adaptations nutritionnelles et métaboliques sont apparues chez les procaryotes (p. 636 et 637)

- Les procaryotes présentent une bien plus grande diversité nutritionnelle que les eucaryotes. Selon le mode nutritionnel auquel ils ont recours, les procaryotes se classent en photoautotrophes, chimioautotrophes, photohétérotrophes et chimiohétérotrophes.
- Parmi les procaryotes, les **aérobies stricts** ont besoin d' O_2 et les **anaérobies stricts** sont empoisonnés par l' O_2 ; les **anaérobies facultatifs**, eux, peuvent survivre avec ou sans O_2 .
- Contrairement aux eucaryotes, les procaryotes peuvent métaboliser l'azote sous de nombreuses formes. Certains sont capables de convertir le N_2 atmosphérique en ammoniac par un processus appelé **fixation de l'azote**.
- De nombreux procaryotes, voire des espèces entières, dépendent des activités métaboliques d'autres procaryotes. La coopération métabolique se produit aussi chez certains **biofilms**, une pellicule adhésive dans laquelle se regroupent différentes espèces.

? Décrivez la gamme des adaptations métaboliques procaryotes.

CONCEPT 27.4

Les procaryotes ont divergé pour former un groupe de lignées diversifiées (p. 637 à 642)

- La systématique moléculaire aide les biologistes à classer les procaryotes et à établir de nouveaux clades.
- Les principaux groupes de bactéries font appel à divers modes nutritionnels. Les protéobactéries (Gram négatif) et les bactéries à Gram positif forment les deux plus grands groupes de bactéries.
- Certaines archées, telles que les thermophiles extrêmes et les halophiles extrêmes, vivent dans des environnements hostiles aux autres formes de vie. D'autres archées vivent dans des environnements plus accueillants, comme les sols et les lacs.

? En quoi les données moléculaires ont-elles contribué à mieux comprendre la phylogénèse des procaryotes?

CONCEPT 27.5

Les procaryotes remplissent des fonctions essentielles dans la biosphère (p. 642 et 643)

- La décomposition effectuée par les procaryotes hétérotrophes et les activités de synthèse accomplies par les procaryotes autotrophes et les procaryotes fixateurs d'azote contribuent au recyclage des éléments chimiques au sein des écosystèmes.

- De nombreux procaryotes entretiennent des relations symbiotiques avec d'autres organismes; leurs interactions qui s'établissent alors peuvent relever du mutualisme, du commensalisme ou du parasitisme.

? Pourquoi affirme-t-on que la survie de nombreuses espèces dépend des procaryotes ?

CONCEPT 27.6

Les procaryotes ont sur les humains des effets tant bénéfiques que défavorables (p. 643 à 646)

- Les humains ont besoin des procaryotes mutualistes, y compris des centaines d'espèces qui peuplent notre intestin et l'aident à digérer la nourriture.
- Les bactéries pathogènes agissent en libérant des **exotoxines** ou des **endotoxines**. Elles peuvent causer des dommages cellulaires importants (chez les humains comme chez d'autres espèces), et même entraîner la mort. Le transfert horizontal de gènes permet à des gènes associés à la virulence d'atteindre des souches inoffensives.
- Les procaryotes sont d'importants outils dans les domaines de la **biorestauration** et dans la production de plastiques biodégradables, de vitamines, d'antibiotiques et d'autres produits.

? Décrivez les effets bénéfiques et nuisibles des procaryotes sur les humains.

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

- Les variations génétiques au sein des populations bactériennes ne peuvent découler de la :
 - a) transduction.
 - b) conjugaison.
 - c) mutation.
 - d) méiose.
- Les photoautotrophes utilisent :
 - a) la lumière comme source d'énergie et le CO_2 comme source de carbone.
 - b) la lumière comme source d'énergie et le méthane comme source de carbone.
 - c) le N_2 comme source d'énergie et le CO_2 comme source de carbone.
 - d) le CO_2 à la fois comme source d'énergie et comme source de carbone.
- Parmi les affirmations suivantes, laquelle est *fausse* ?
 - a) La composition lipidique de la membrane plasmique diffère chez les archées et chez les bactéries.
 - b) La paroi cellulaire des archées est dépourvue de peptidoglycane.
 - c) Seules les bactéries possèdent des histones associées à l'ADN.
 - d) Seules les archées utilisent le CO_2 pour oxyder le H_2 et libérer du méthane.
- Parmi les caractéristiques suivantes, laquelle donne lieu à une coopération métabolique entre les cellules procaryotes ?
 - a) La scissiparité.
 - b) La formation des endospores.
 - c) Les biofilms.
 - d) Le mode de nutrition photoautotrophe.
- Parmi les rôles écologiques suivants que remplissent les bactéries, lequel ne peut pas être associé à une symbiose ?
 - a) Les bactéries commensales de la peau.
 - b) Les décomposeurs.
 - c) Les bactéries mutualistes de l'intestin.
 - d) Les bactéries pathogènes.
- Quels procaryotes possèdent un mécanisme de photosynthèse qui libère de l' O_2 ?
 - a) Les cyanobactéries.
 - b) Les archées.
 - c) Les bactéries à Gram positif.
 - d) Les bactéries chimioautotrophes.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.