

Interactions bactéries-fer

Les bactéries et le fer



Frédéric JORAND

frederic.jorand@univ-lorraine.fr



UNIVERSITÉ
DE LORRAINE



FACULTÉ
DE PHARMACIE

Pourquoi s'intéresser au fer ?

- **Bio-géochimie** (cycle du fer, biotransformation, origine des minéraux, caractérisation nouveaux minéraux,...).
- **Microbiologie** et **bactériologie clinique** : assimilation du fer, facteur de pathogénicité,....
- **Dépollution** des sols, de l'eau...
 - Les espèces du Fe(II) sont parfois très réactives vis à vis de polluants minéraux (HgII, CrVI, NO₃⁻...) ou organiques.
 - Le Fe(III) peut servir d'accepteur d'électrons pour oxyder en anaérobie des polluants organiques (benzène) par voie bactérienne.
- Maîtrise et compréhension des mécanismes de **corrosion** du fer
- (...)

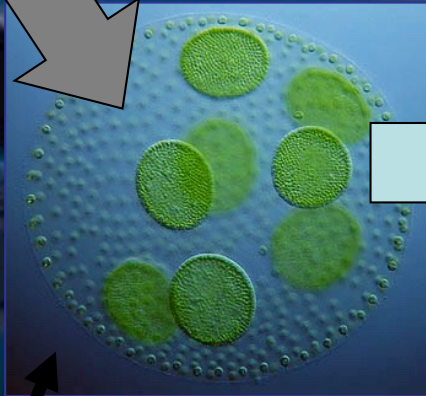
Rôles et propriétés du fer

- **Abondance** du fer : 4^{ème} élément de la croûte terrestre (en masse).
- **Etat redox** dans l'environnement naturel : **Fe^{II}** forme ferreuse réduite ou **Fe^{III}** forme ferrique oxydée.
 - Un catalyseur ou un transporteur d'électrons ou d'oxygène idéal pour l'activité biologique,
 - Un composant essentiel des groupes prosthétiques de nombreuses protéines,
 - Absolument indispensable à toutes formes de vie (exception : Lactobacilles,...),
 - Besoins quantitatifs faibles : 10 - 50 µg Fe / g cellule bactérienne, 10⁵ - 10⁶ atomes / cel. (*E. coli*) et jusqu'à 1,8 % MS (Lodge et Emery, 1984; Abdul-Tehrani *et al.*, 1999).

Les formes du fer dans l'environnement

- Espèces ferriques : les oxydes de fer(III) = formes d'oxydes les plus abondantes dans les sols.
 - Oxydes de fer : Fe_2O_3 , hématite, ferrihydrite (+ $n\text{H}_2\text{O}$), maghémite,...
 - Oxyhydroxydes : α , β , γ - FeOOH (goethite, akaganéite, lépidocrocite,...).
 - Produits de solubilité $K_{\text{ps}} = 10^{-44}$ à 10^{-39}
 - Très faible solubilité ($\text{pH} > 4$)
- Espèces ferreuses :
 - Mixtes FeII/FeIII : magnétite (Fe_3O_4), rouilles vertes (e.g. : Fe_3OH_8)*.
 - Vivianite $\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$, sidérite FeCO_3 ($K_{\text{ps}} = 10^{-36}$ & 10^{-11})
 - - hydroxyde ferreux $\text{Fe}(\text{OH})_2$ *
*très instables sous O_2

2,2 à 2,7 milliards d'années : apparition d'une pollution majeure sur Terre.



Le fer facilement assimilable, indispensable à l'activité biologique, est devenue limitant dans de nombreuses niches écologiques.

Fonctions biologiques et besoins

PRODUCTION D'ÉNERGIE

Réactions dissimilatrices

- Fe^{2+} donneur d'électrons
(*Gallionella*, *Leptothrix*, *Azospirae*,...)
ou
- Fe^{3+} accepteur d'électrons
(*Geobacter*, *Shewanella*, *Geothrix*,...)

Besoins = $19 \text{ g g}^{-1} \text{ MS}$
(*Geobacter sulfurreducens*)

BIOMASSE

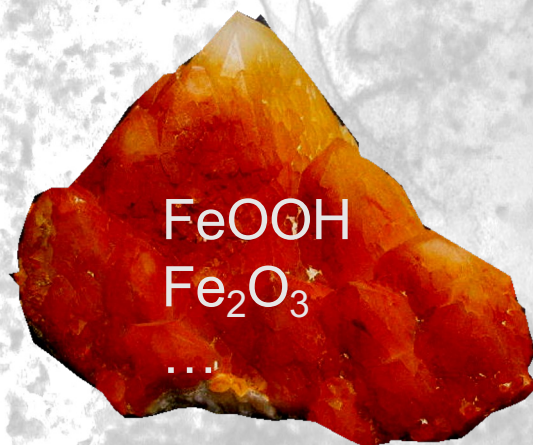
Réactions assimilatrices

- Cytochromes
- Catalase, peroxydase, SOD
- Dioxygénase
- Ferrédoxines
- Ribonucléotide réductase
- Hydrogénase, protéine Fe - S
- ...

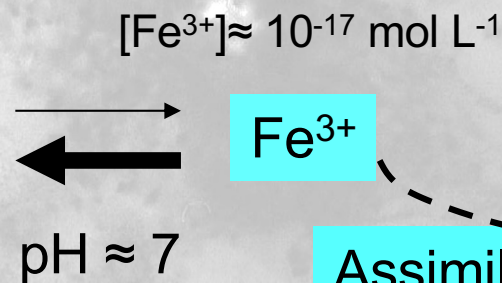
Besoins = $10 - 50 \mu\text{g g}^{-1} \text{ MS}$
(*E. coli*)

Biodisponibilité et transformations biologiques du fer

----- Assimilation
----- Production d'énergie (dissimilation)



$$K_{ps} = 10^{-44} - 10^{-39}$$



Assimilation

Dissimilation réductrice

Fe^{III}

Fe^{2+}

Energie

$[\text{Fe}] \approx 2 \cdot 10^{-5} \text{ mol L}^{-1*}$

Cellule bactérienne

Fe^{III}

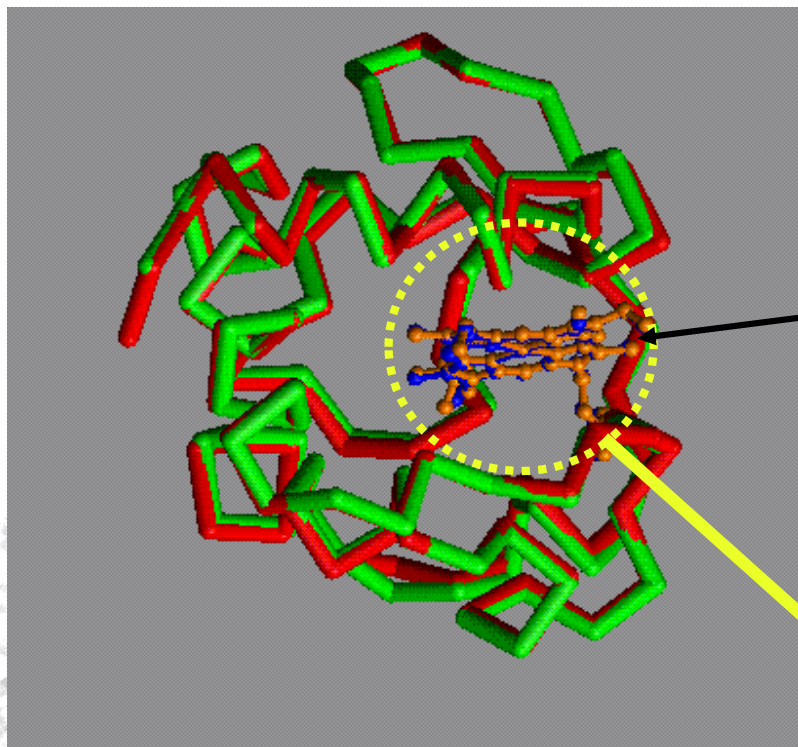
Fe^{2+}

Dissimilation oxydative



I. Le fer comme nutriment

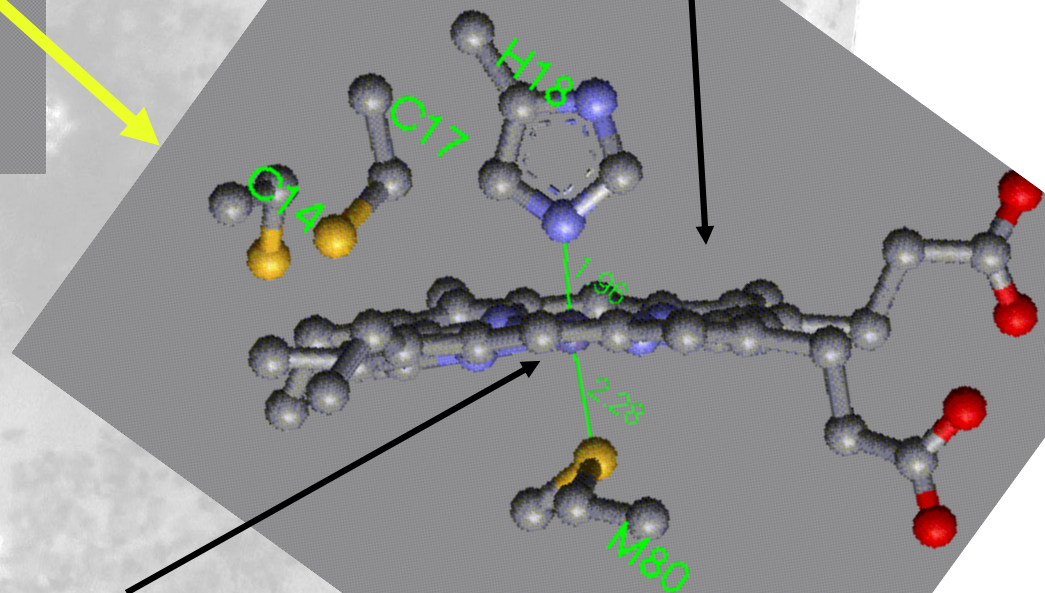
(assimilation du fer)



Noyau hème

Cytochrome c

(transfert les électrons de l'ubiquinone cytochrome c réductase vers le cytochrome oxydase dans la chaîne respiratoire)


$$\text{Fe}^{2+}$$

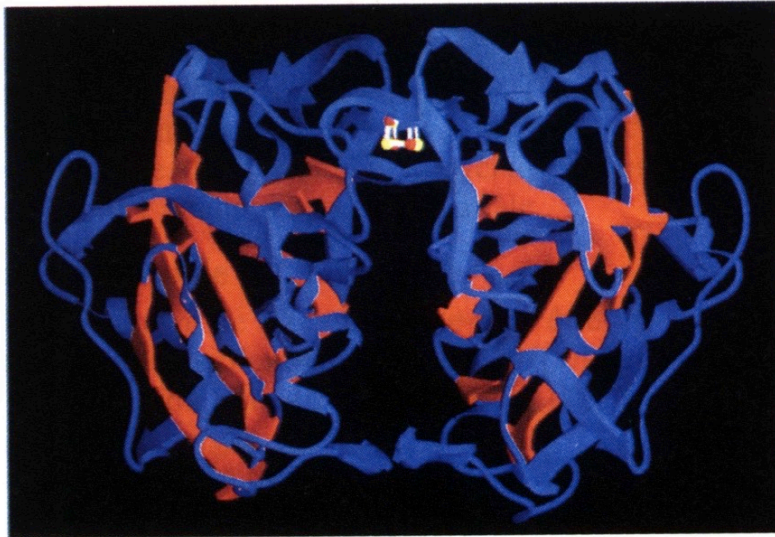


FIG. 9.14 La structure de la protéine Fe faisant partie de la nitrogénase. Les deux sous-unités de la protéine Fe sont disposées comme les ailes d'un papillon avec le groupe fer-soufre à la place de la tête du papillon. Le groupe fer-soufre est très exposé, ce qui explique la sensibilité de la nitrogénase à l'oxygène qui peut facilement attaquer les atomes de Fe exposés.

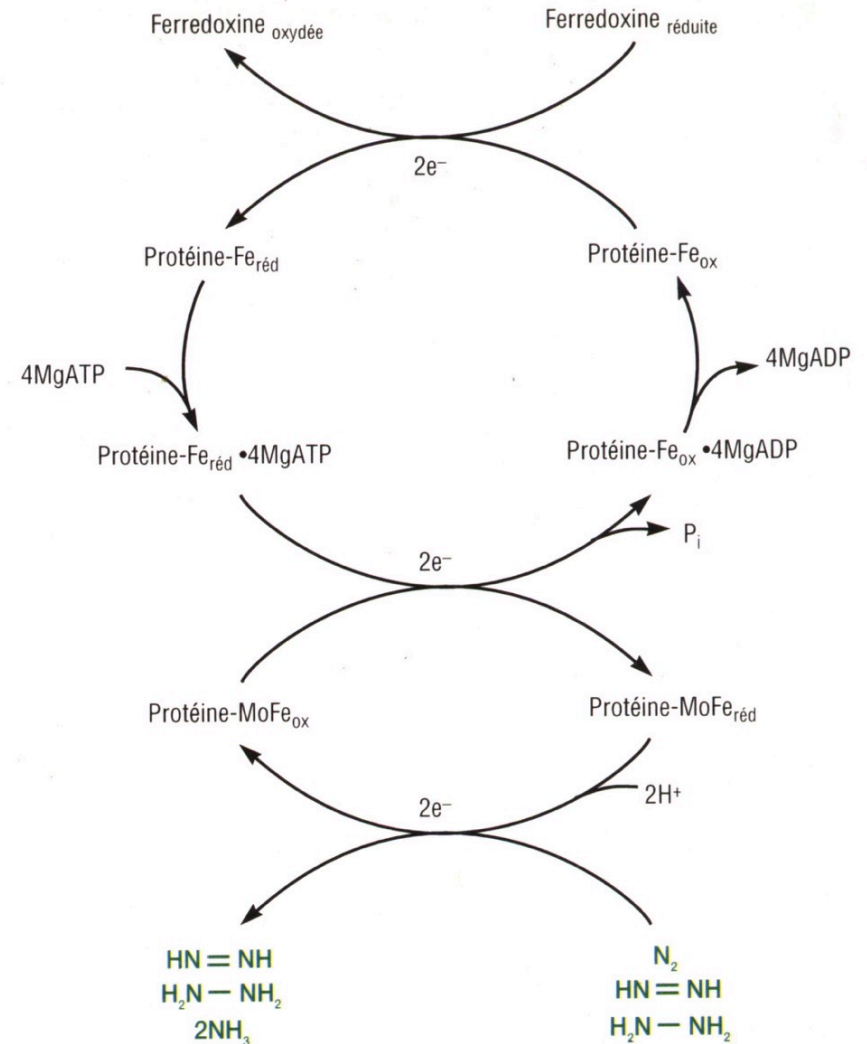


FIG. 9.15 Le mécanisme d'action de la nitrogénase. Le transfert de deux électrons de la ferredoxine vers l'azote est schématisé. Ce processus est répété trois fois de manière à réduire N_2 en deux molécules d'ammoniaque et les paires substrat-produit à chaque étape sont montrées au bas de la figure (voir texte pour plus de détails).

Le fer, un élément nutritif vital pour les bactéries

- Besoins des bactéries :
 - 10^{-7} à 10^{-5} M Fe^{3+} dans le milieu pour une croissance optimale.
 - $[\text{Fe}]$ intracellulaire = 0,1 à 1 μM (Gottschalk, 1983).
- Formes assimilables :
 - Hème
 - Fe^{3+} (aérobie) ou Fe^{2+} (anaérobie)
- Concentration dans l'environnement :
 - $[\text{Fe}^{3+}] \approx 10^{-17}$ M à l'équilibre, pH 7.

Le fer est souvent l'élément limitant la croissance microbienne (e. g. : milieu marin : Barbeau *et al.*, *Nature* 2001 **413**:409).

Stratégies d'utilisation du fer

- Contrainte des environnements aérobies : insolubilité du fer
- Stratégies d'utilisation ?
 - Diminuer le pH ?
 - Bactéries acidophiles n'ont pas de problème de nutrition en fer : $[\text{Fe}^{3+}] \approx 1 \text{ mM}$ aux $\text{pH} < 4$
 - Subtiliser le fer des concurrents
 - disposer de systèmes de reconnaissance des formes de fixation du fer d'autres organismes.
 - Déplacer l'équilibre ?
 - Production importante de **sidérophores** = composés de complexation du Fe^{3+} à très haute affinité.

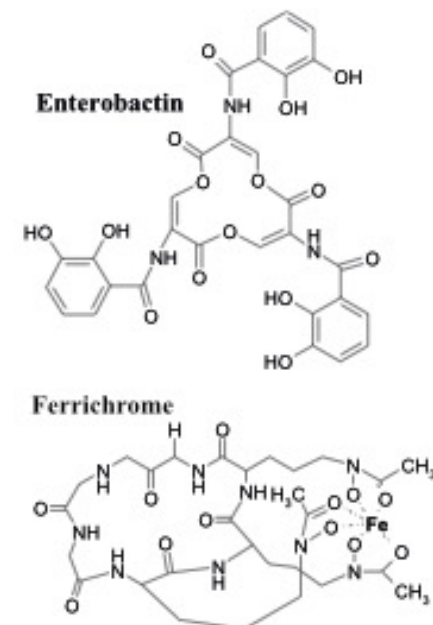
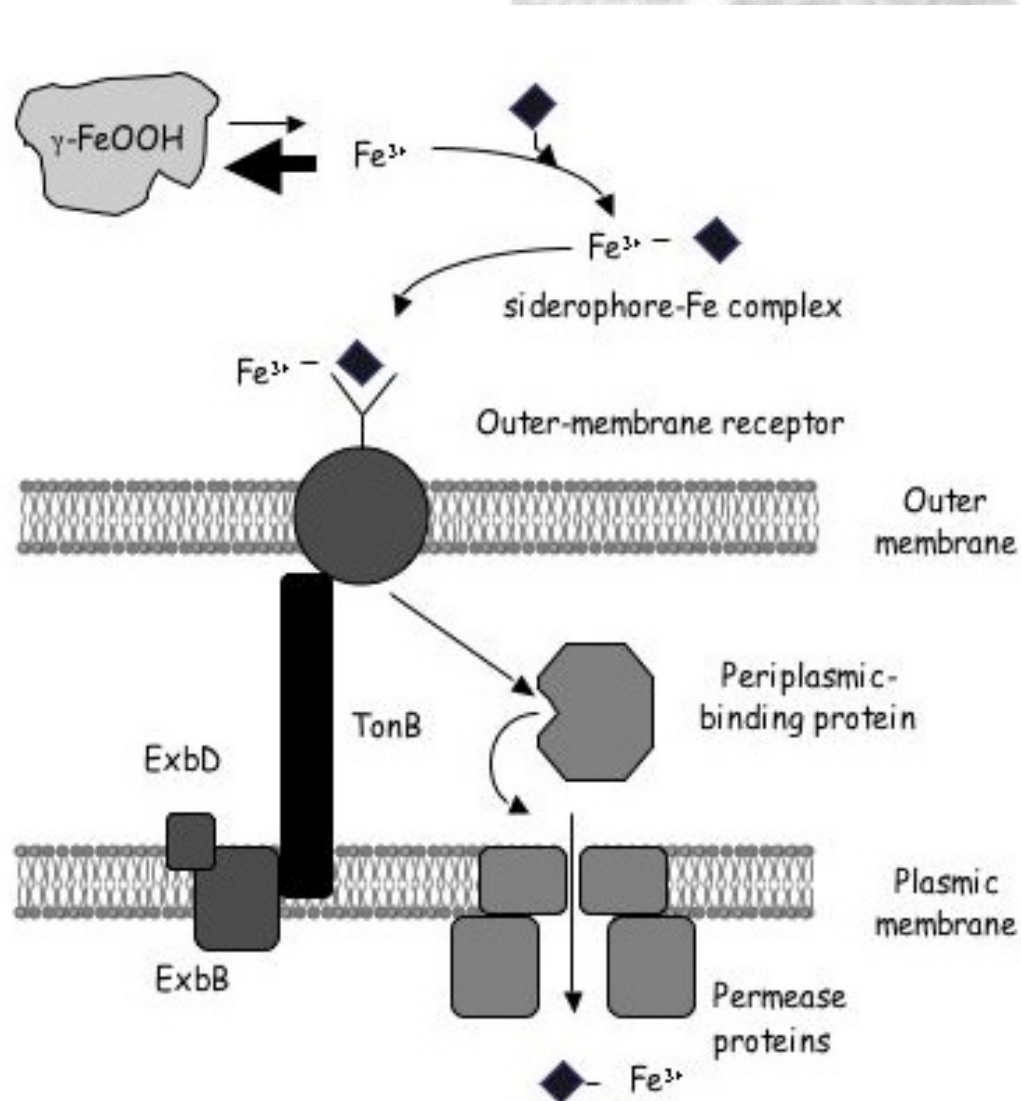
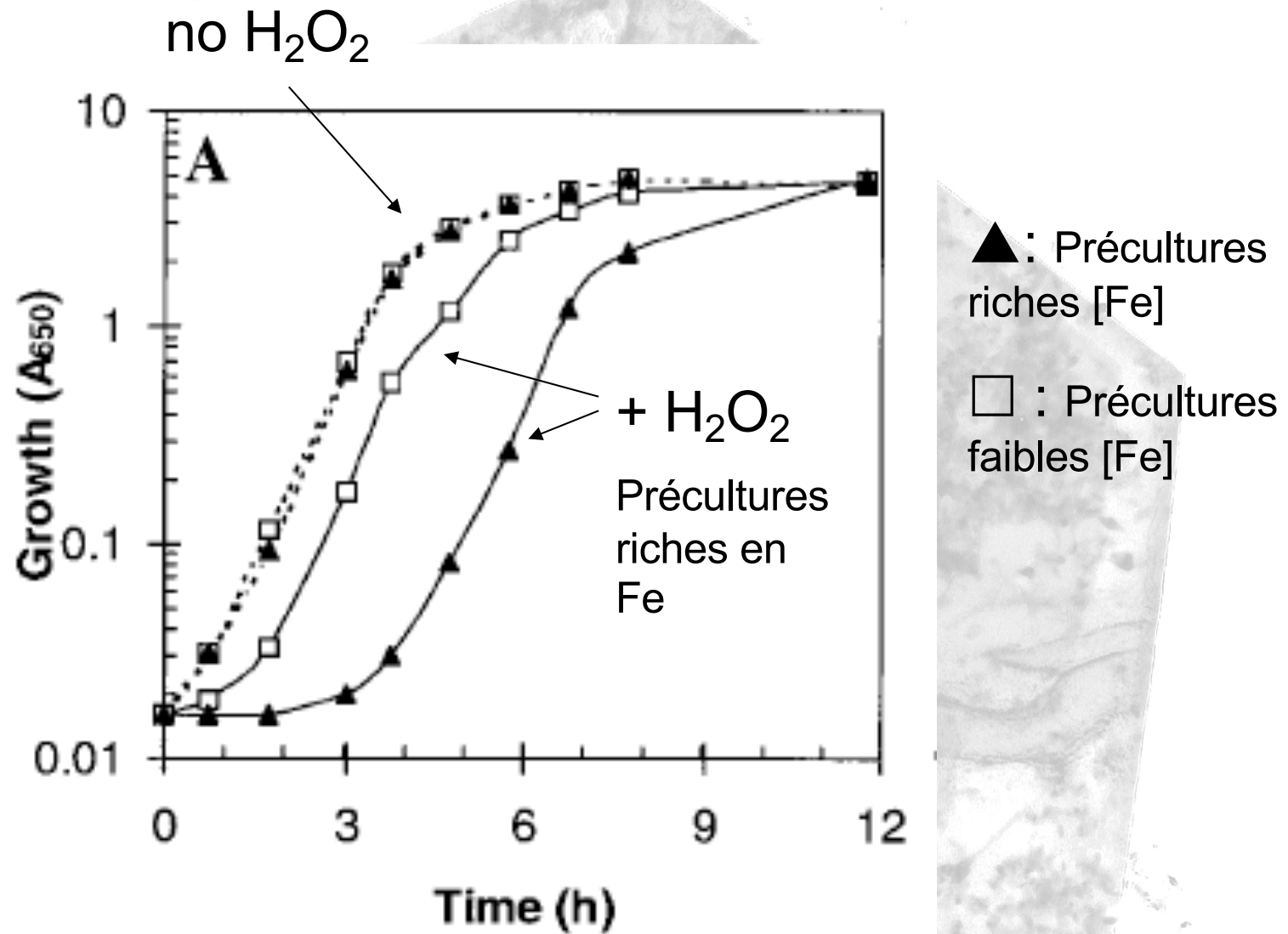


Fig. 2. Structures of the siderophores enterobactin (or enterochelin) and ferrichrome.

E. coli : 5 systèmes de transport spécifiques de Fe³⁺ et Fe²⁺.

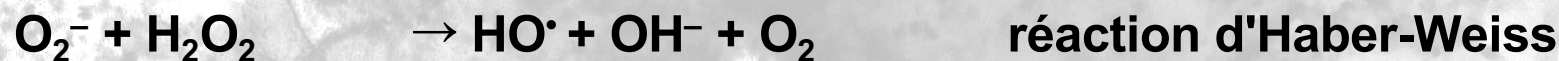
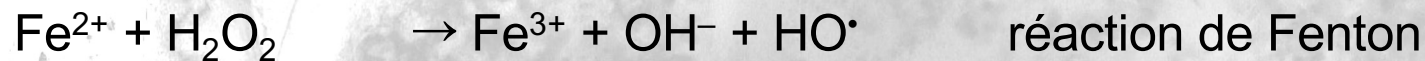


Fe et stress redox

- Les cellules sont plus sensibles au stress redox après croissance en milieu riche en fer, ou si les gènes *fur* ou *ftn* sont déficients (Abdul-Tehrani *et al.*, 1999 ; Andrews *et al.*, 2003).
- *ftn* est induit en phase stat. et sous stress ox.
- La surexpression des protéines de stockage (Ftn) limite l'effet du stress oxydant.

Le fer, un poison vital

- Fe^{2+} = un catalyseur de la production de radicaux hydroxyles toxiques et est aussi la forme cytosolique du fer.



- **La cellule doit réguler son contenu en fer:**
 - disposer d'une quantité de fer suffisante pour la croissance,
 - maintenir le fer intracellulaire à une concentration non toxique.

Le contrôle se fait à 2 niveaux :

- stockage, compartimentation du fer cytosolique
- contrôle de l'entrée du fer

Sidérophores exogènes

Sidérophores endogènes (*E. coli*)

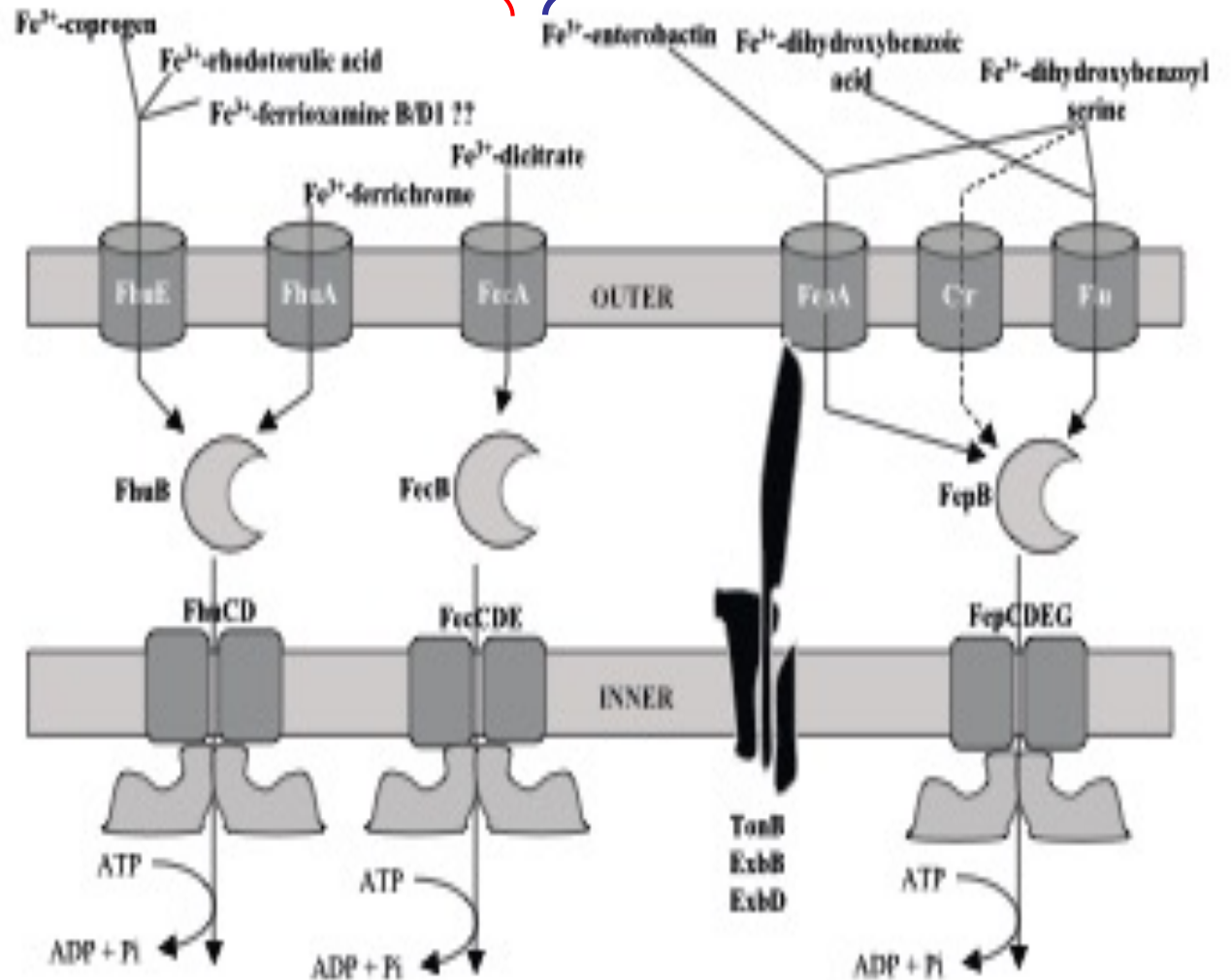


Fig. 4. Schematic representation of siderophore-mediated iron uptake systems in *E. coli* K-12. Note that the TonB-ExbB-ExbD complex energises and interacts with all the OM receptors shown (not just FepA).

Systèmes membranaires d'acquisition du fer chez *E. coli*

→ Contrôlés par le gène *fur* (ferric iron uptake)

Protéines de stockage du fer

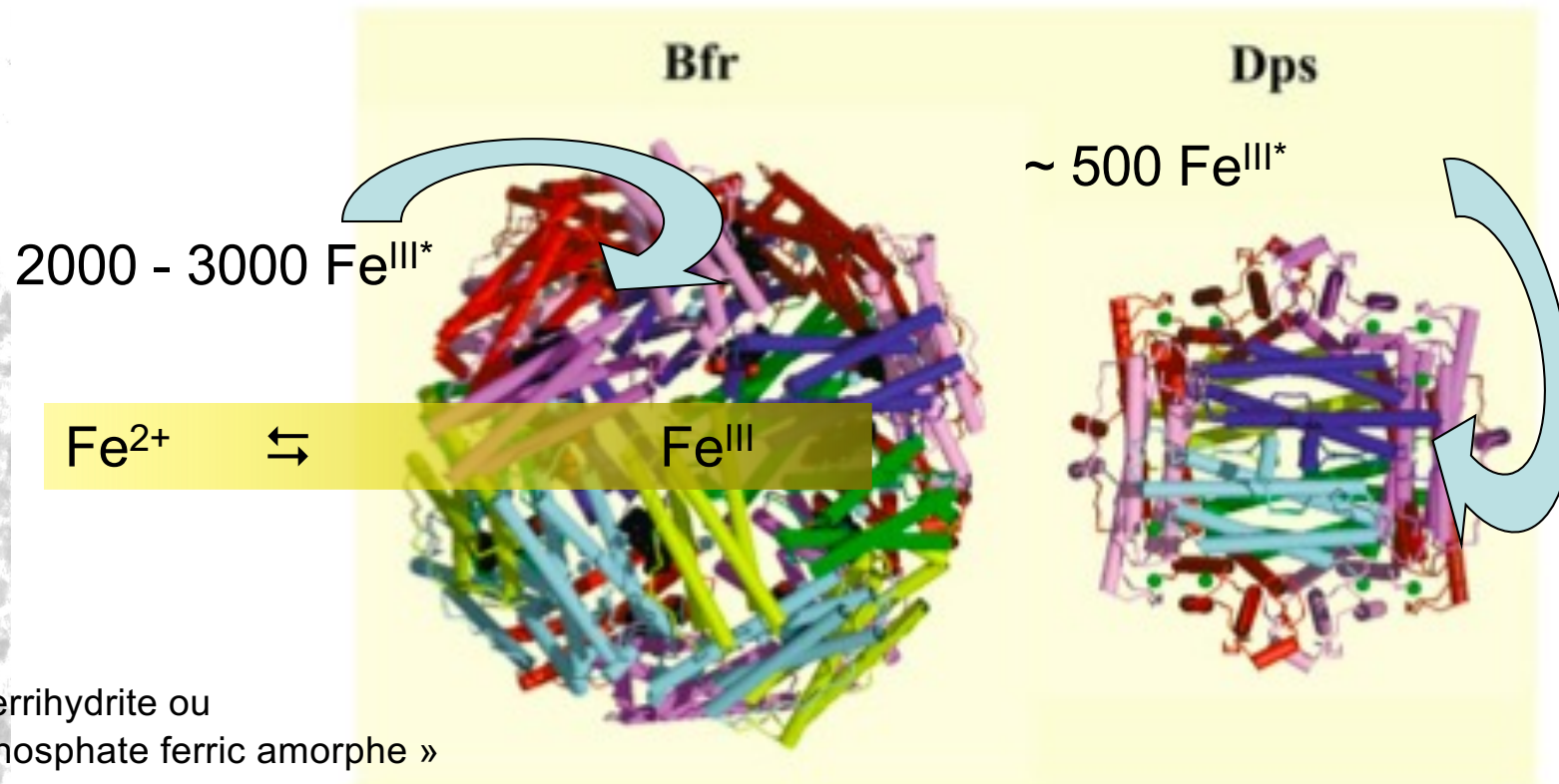
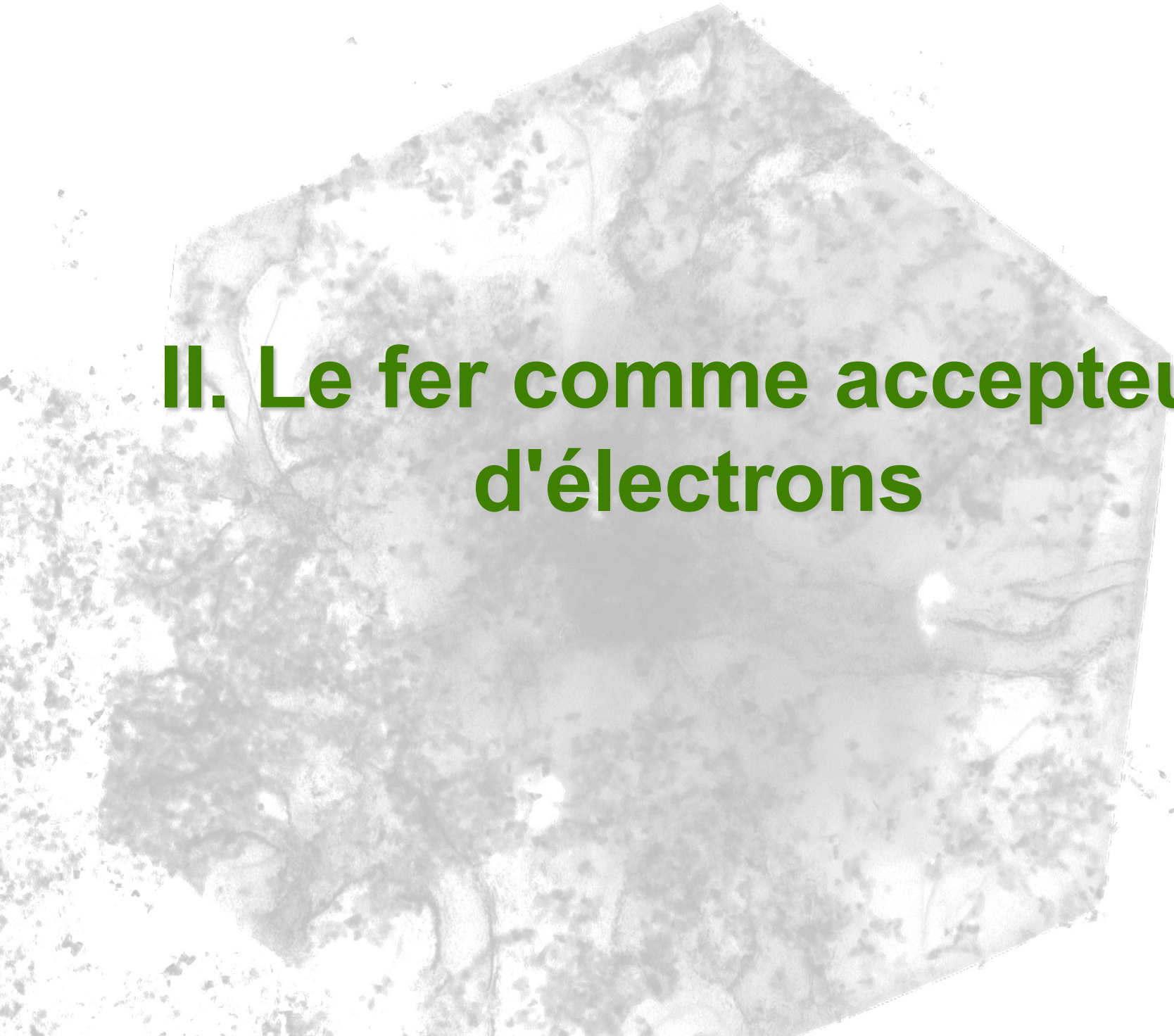


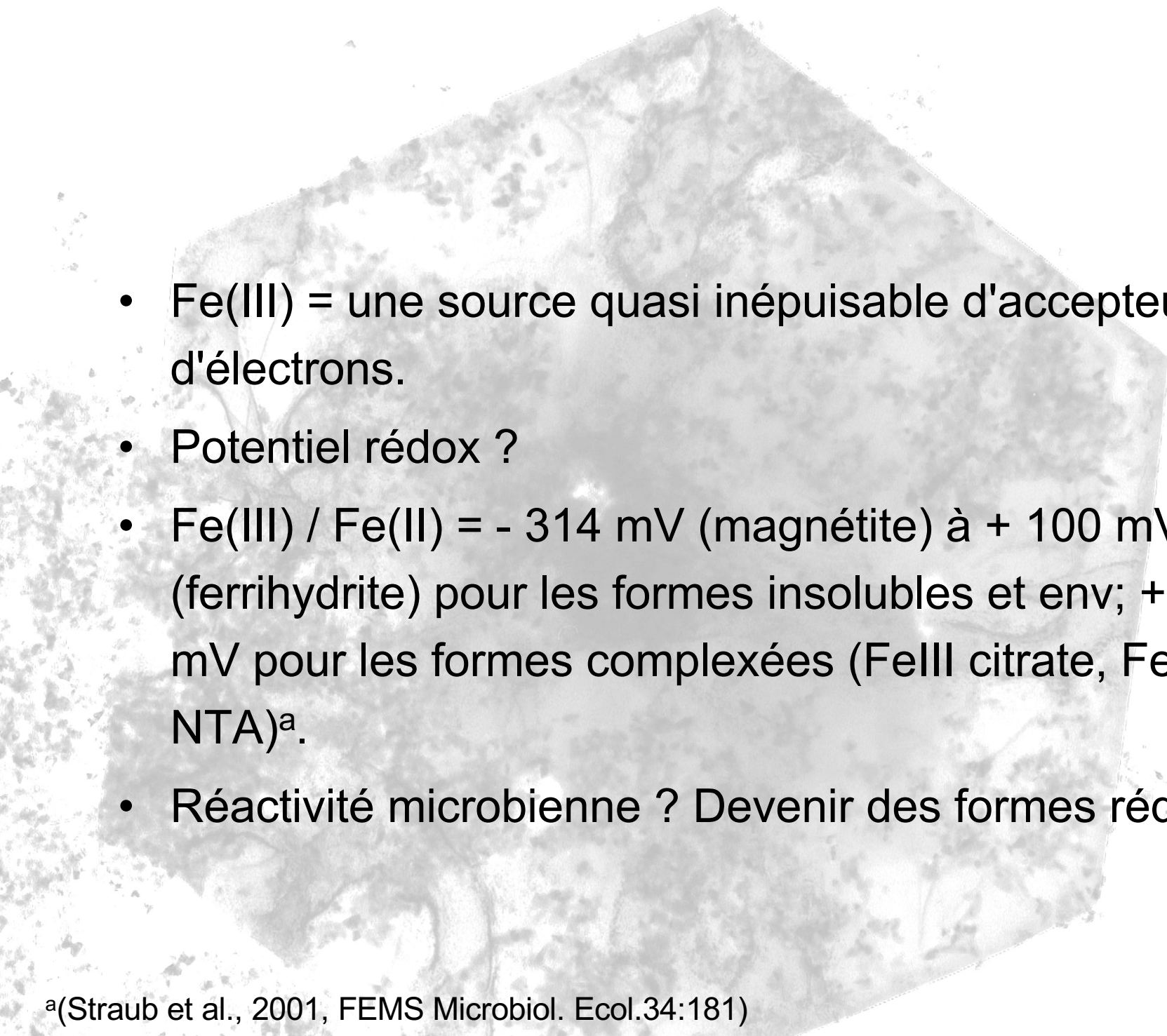
Fig. 6. Structures of the 24-meric and 12-meric iron storage proteins. Structures shown are of bacterioferritin [77] and Dps [78] from *E. coli*, and are approximately to scale. The haem groups and Mn atoms associated with Bfr are shown as black/red and blue space-filled molecules; sodium ions in the Dps structure are in green. Pictures were obtained from the Protein Data Bank [23]. Andrews et al., 2003

Deux fonctions au moins :

- Stocker le fer pour en disposer en conditions restrictives
- Neutraliser le Fe sous une forme non réactive (Fe^{III}) vis à vis de l' O_2 .



II. Le fer comme accepteur d'électrons

- 
- Fe(III) = une source quasi inépuisable d'accepteur d'électrons.
 - Potentiel rédox ?
 - Fe(III) / Fe(II) = - 314 mV (magnétite) à + 100 mV (ferrihydrite) pour les formes insolubles et env; + 380 mV pour les formes complexées (FeIII citrate, FeIII NTA)^a.
 - Réactivité microbienne ? Devenir des formes réduites ?

^a(Straub et al., 2001, FEMS Microbiol. Ecol.34:181)

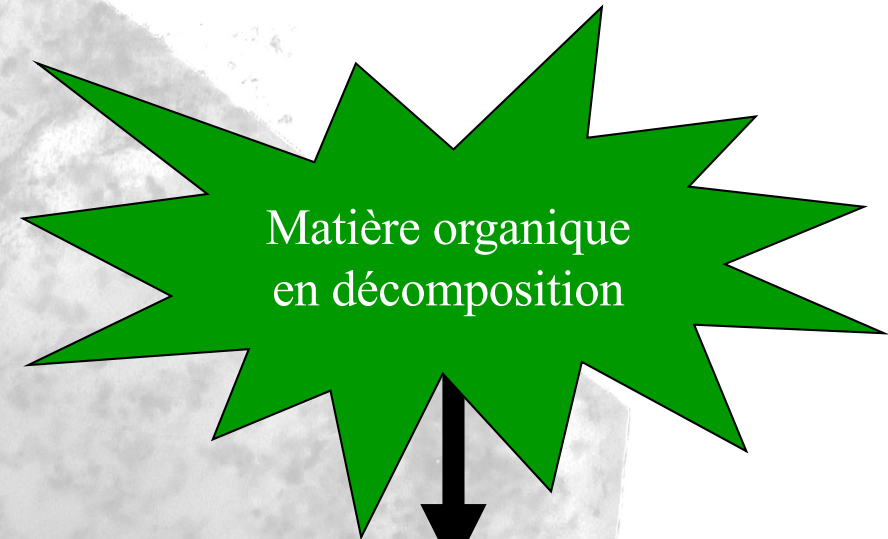
1. Réduction des oxydes de fer(III)

- Réduction du Fe(III) : Processus microbien anaérobie:
 - **réaction fortuite** (?) chez certaines bactéries fermentatives (l'énergie issue de cette réduction n'est pas conservée) : *Clostridium* spp., *Bacillus*, Entérobactéries,...(Bromfield, 1954, *J. Gen. Microb.*, **11**:1 ; Berthelin, 1988, Kluwer Acad. Press ; Munch et Ottow, 1983, *Environ. Biochem.*, 35:383). Le Fe(III) sert de « puit » pour les électrons issus de l'oxydation de la matière organique, permettant de régénérer le pouvoir réducteur de la cellule. L'absence de FeIII n'a pas d'incidence sur la croissance bactérienne. La réaction n'est pas associée à une conservation d'énergie.
 - et
 - **réaction dirigée** : couplée à l'oxydation de la matière organique et apportant l'énergie nécessaire à la croissance (Short et Blakemore, 1986, *J. Bac.*, **167**:729 ; Lovley *et al.*, 1987, *Nature*, 330:252 ; Myers et Nealson, 1988, *Science*, 240:1319) : bactéries « respirant le ferIII » : l'énergie issue de la réaction est convertie en énergie cellulaire (ATP).

Sols hydromorphes

Horizon supérieur :

- Dégradation des sources de carbone fermentescibles et production d'acides organiques
- Réduction du fer



Lipides, sucres, protéines, ...

Fe^{III}

Bactéries

fermentatives

-0,20 m

Fe^{II}

Horizon inférieur

- Réduction importante du fer.
- Dégradation des acides organiques => pH augmente

Acides organiques* -0,40 m

Fe^{III}

Bactéries

respirant le fer

Fe^{II}

CO_2

* Ou polluants organiques : benzène, ...

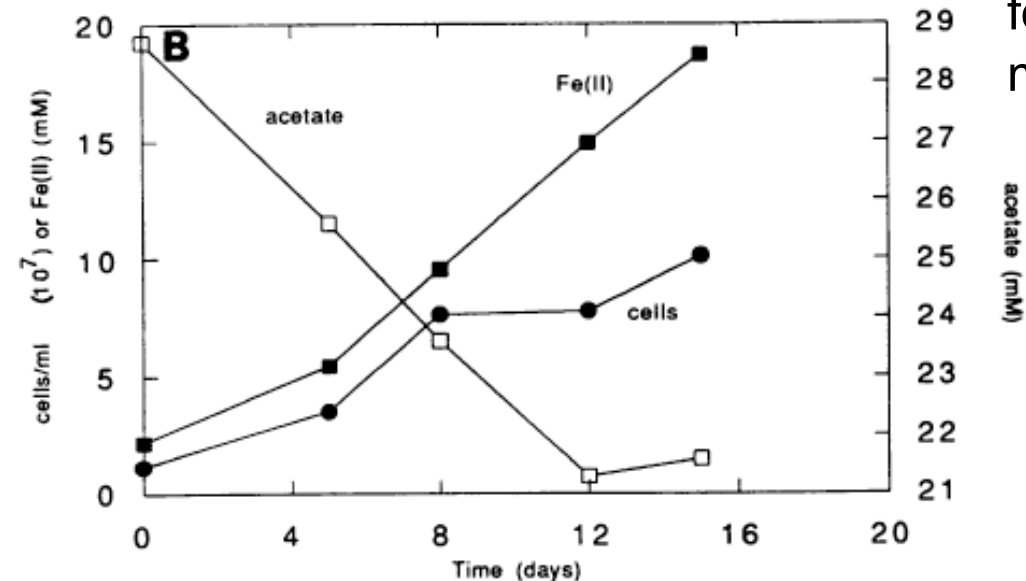
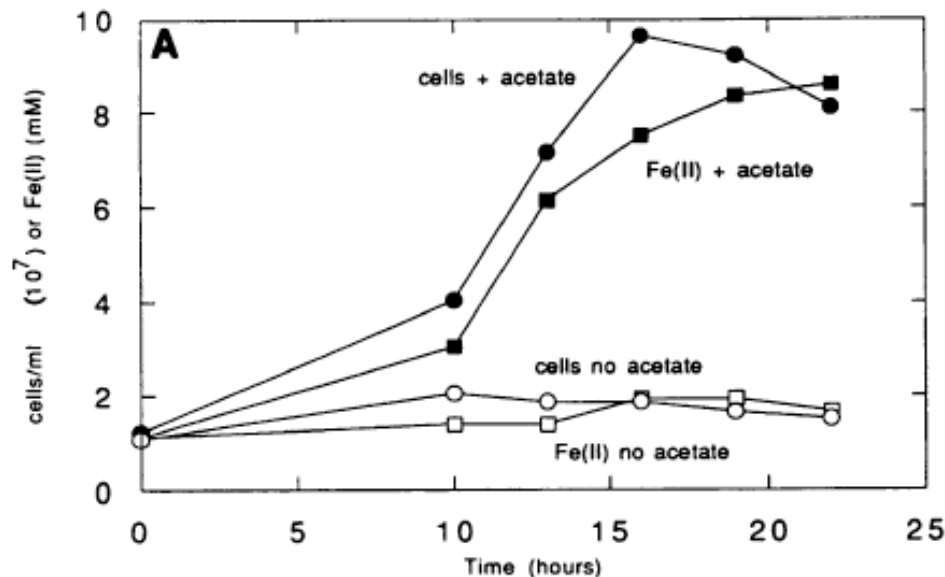


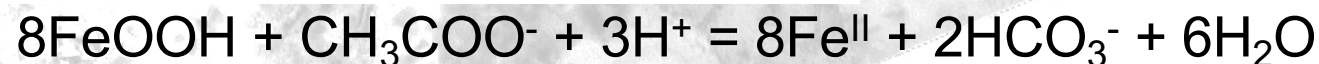
FIG. 2. Growth of PCA in basal medium with acetate as an electron donor and ferric PP_i (A) or poorly crystalline ferric oxide (B) as an electron acceptor.

PCA = a *Geobacter* strain

(Cacavo et al., 1994, AEM, 60:3752)

Une partie de l'énergie issue de cette réaction est convertie en énergie cellulaire (ATP) et permet la croissance bactérienne.

Cette respiration du fer (le transfert d'électrons est membranaire) serait la forme primitive de la respiration microbienne (Vargas et al., 1998).



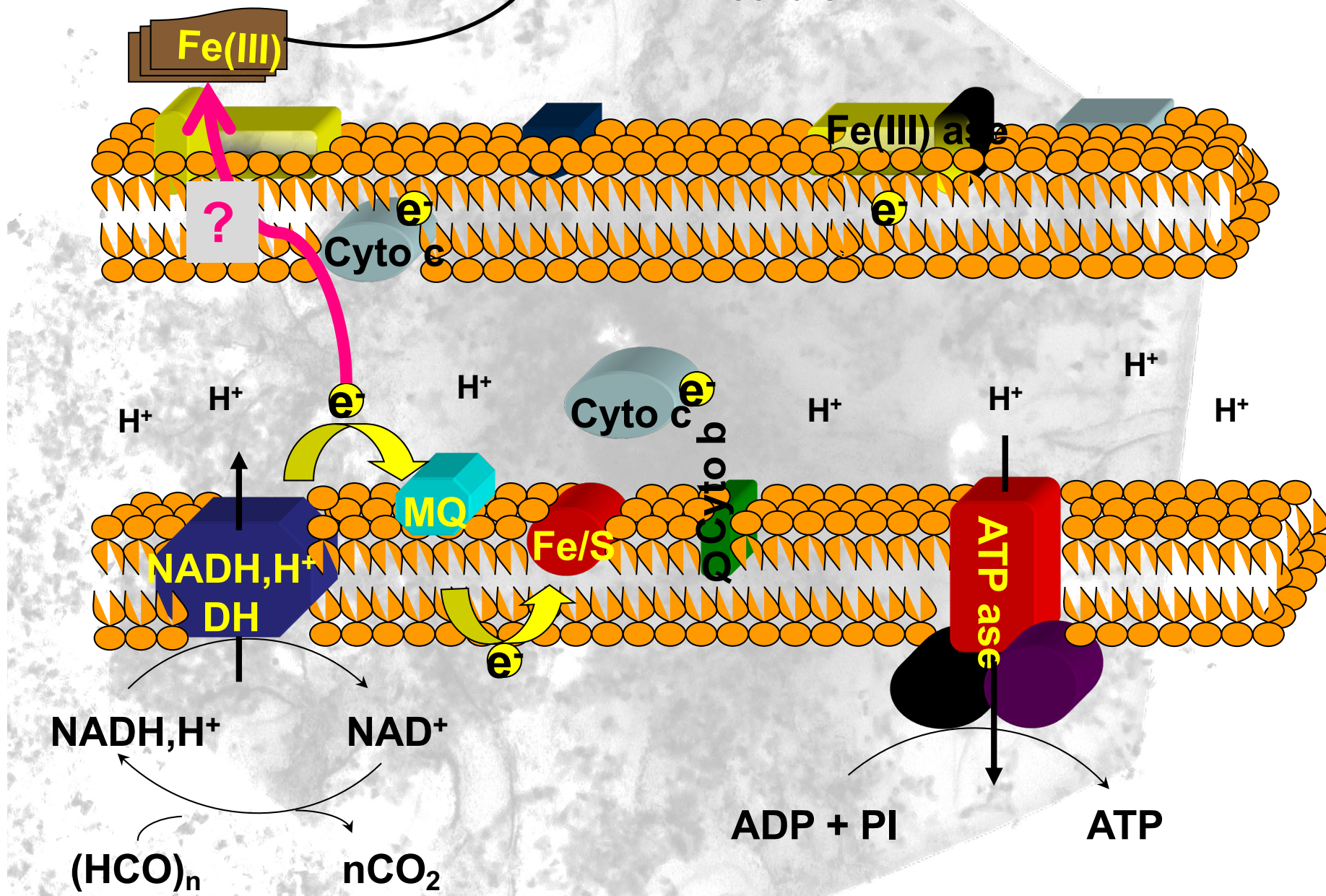
Versatilité des accepteurs / donneurs d'électrons

Tableau 1. Capacités respiratoires du genre *Shewanella* (d'après DiChristina, 2002).

Donneurs d'électrons	Accepteur d'électrons
Acides organiques	Oxygène [O ₂]
Acides aminés	Composés azotés [NO ₃ ⁻ , NO ₂ ⁻ , NO]
Sucres	Oxydes de manganèse [Mn ⁴⁺ , Mn ³⁺]
Hydrogène	Oxydes de fer [Fe ³⁺]
	Composés soufrés [SO ₃ ²⁻ , S ₂ O ₃ ²⁻ , S(0), DMSO]
	Uranium [U ⁶⁺]
	Technétium [Tc ⁷⁺ , Tc ⁴⁺]
	Sélénium [Se ⁴⁺]
	Triméthylamine- <i>N</i> -oxyde [TMAO]
	Fumarate
	AQDS (anthraquinone disulfonate) et des substances humiques
	Autres : Arsénate, Chromate, Vanadate, Neptunium(V), histidine désaminée, phénazines.

Mécanismes de la réduction ?

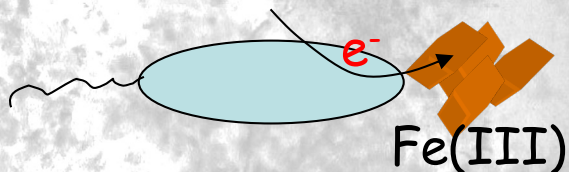
Comment les électrons sont transférés
du cytoplasme vers l'extérieur de la
cellule ?



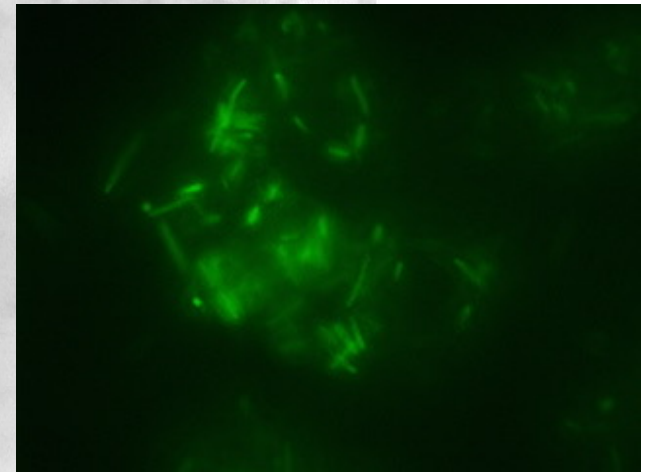
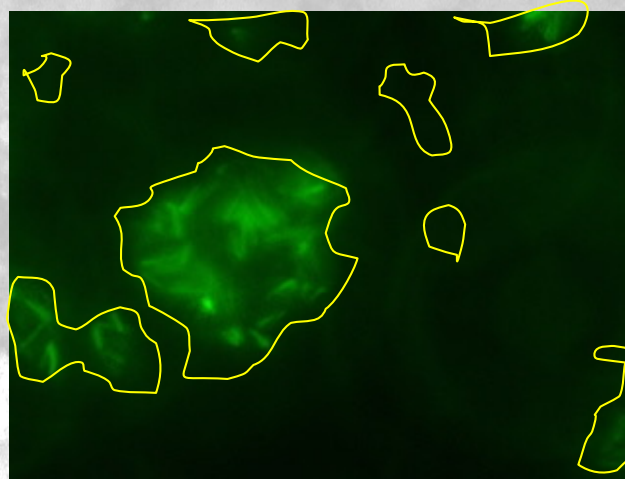
Réduction bactérienne du Fe^{III} : contact bactérie - oxyde de fer

Réduction directe ou indirecte sans dissolution préalable du Fe^{III}

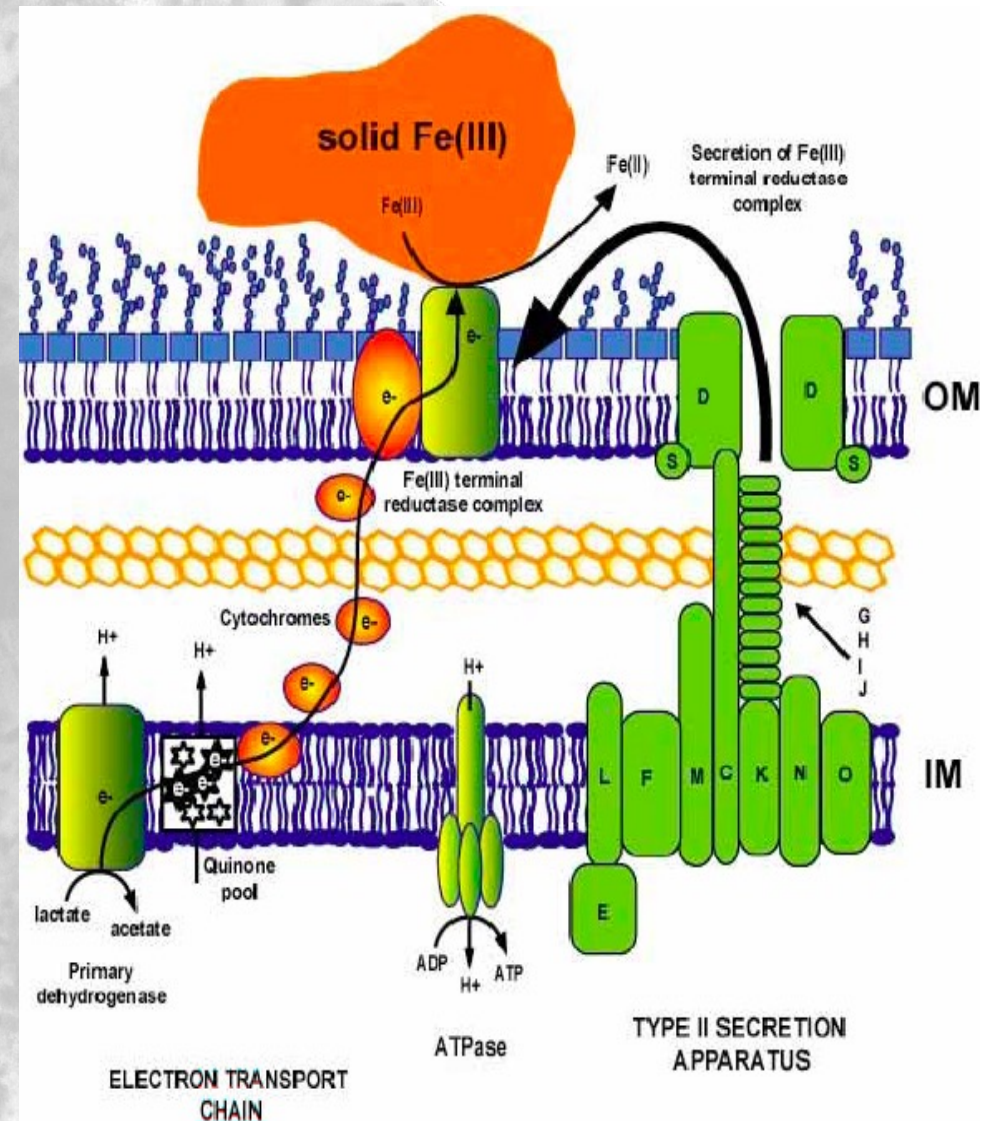
Donneur d'électrons (ac. organique, hydrogène,...)



Bactérie
ferriréductrice et
oxydes de fer
(anaérobie)

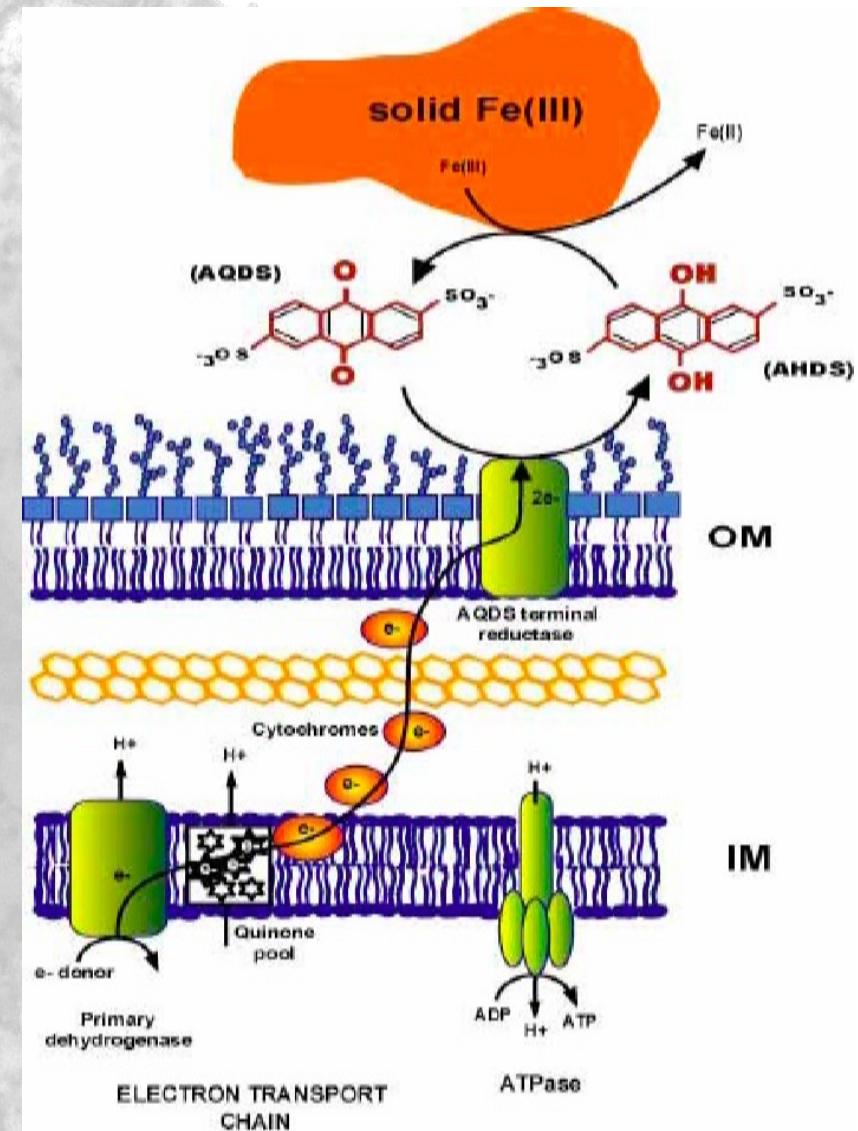


- Contact direct obligatoire :
 - une membrane de dialyse séparant les cellules des oxydes ferriques empêche la réduction.
 - Les systèmes de sécrétion spécifiques des protéines extracellulaires sont requis pour la réaction (DiChristina, 2004).



Réduction indirecte du Fe^{III}

- Navettes à électrons : des molécules solubles peuvent néanmoins servir d'intermédiaire pour le transfert des électrons = navettes à électrons (*electrons shuttle*).
 - synthétisées par la cellule = navettes endogènes (e.g. ménaquinone)
 - prélevées à l'extérieur = navettes exogènes (e.g. : substances humiques)
 - La navette une fois réduite par la bactérie réduit de manière abiotique le Fe^{III} .
 - Intérêt : si le Fe^{III} n'est pas accessible (argiles), biofilms sur oxydes de fer (Hernandez et Newman, 2001, CMLS, **58**:1568 ; Lies et al., 2005, AEM, **71**:4414).

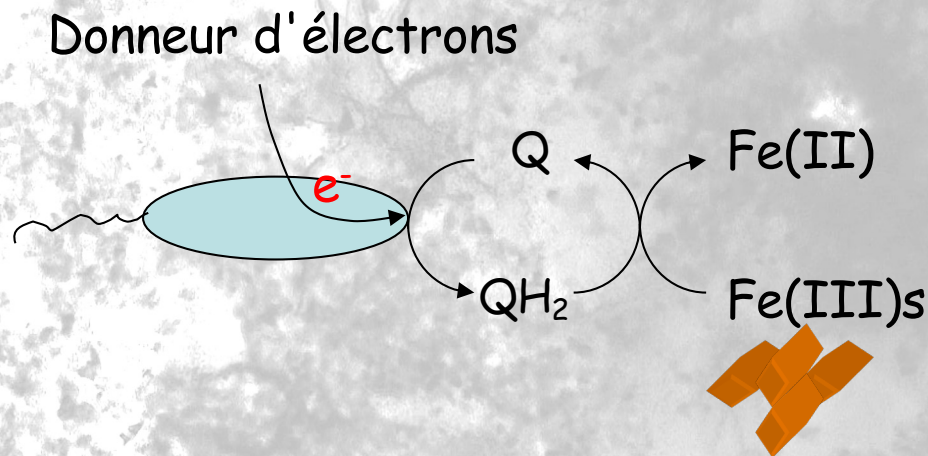


Réduction indirecte du FeIII

Mécanismes proposés de réduction du FeIII :

-réduction par contact direct.

-réduction par un intermédiaire diffusible dite « navette à électrons » (quinone, AA soufrés, substances humiques,...).



– Il s'avère en fait qu'une grande diversité d'espèces microbiennes est capable de réduire les substances humiques, donc potentiellement de réduire le FeIII (Kappler et al., 2004).

Autres mécanismes de réduction

- Réduction du Fe^{3+} en solution : Fe^{III} citrate ou Fe^{3+} (bactéries acidophiles, $\text{pH} < 4$, Küsel et al., 1999),
- Contact direct par des « nanowires » Les électrons transitent par des pili de type IV = fils électriques !? (*nanowires*) (Reguera, McCarthy, ... Tuominen and Lovley, 2005, *Nature*, 435:1098 ; Gorby et al., PNAS, 2006).

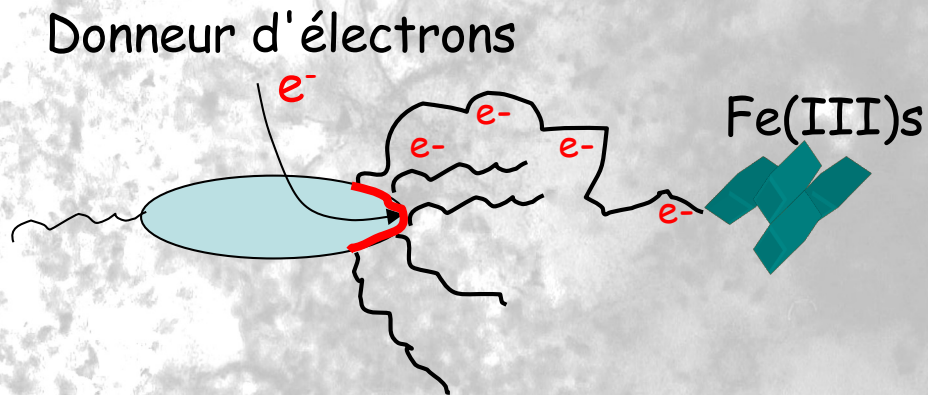
Réduction bactérienne du Fe(III)

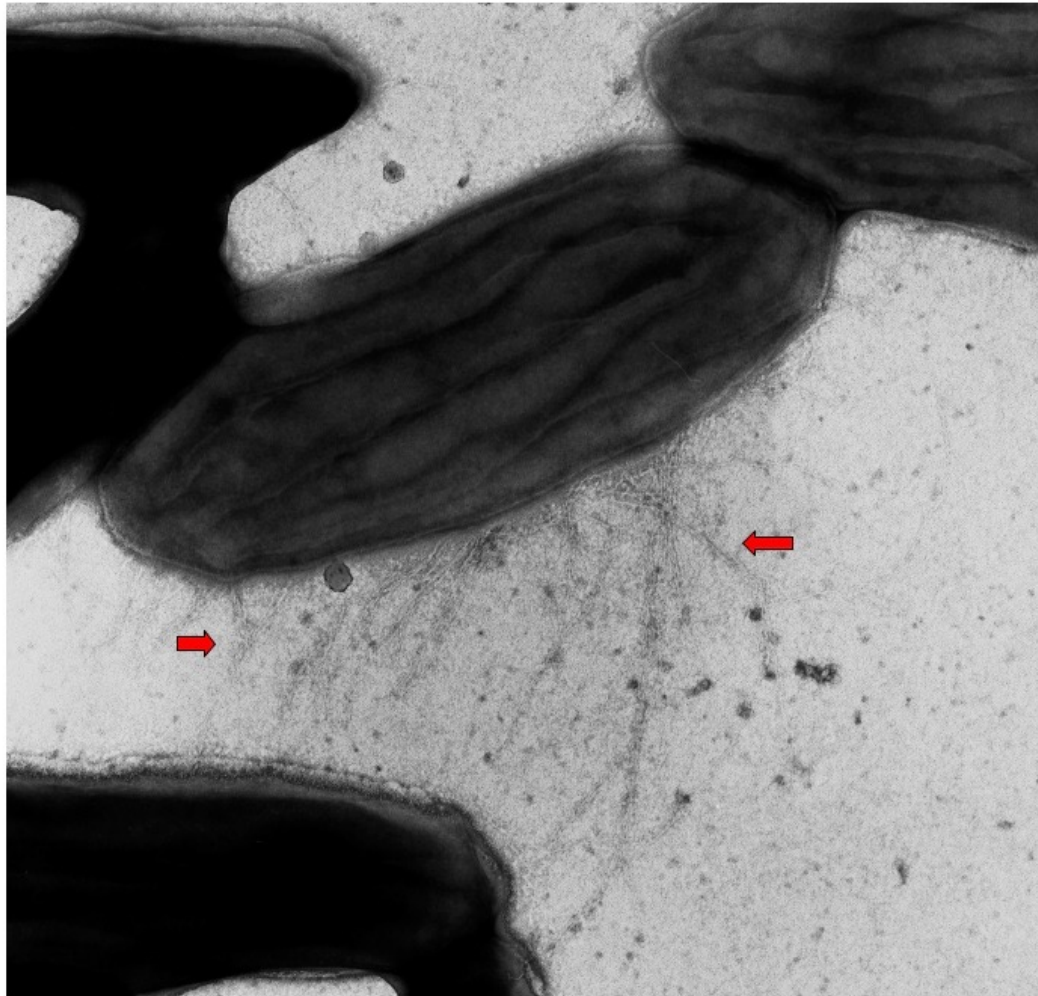
Mécanismes proposés de réduction du Fe(III) :

-réduction par contact direct.

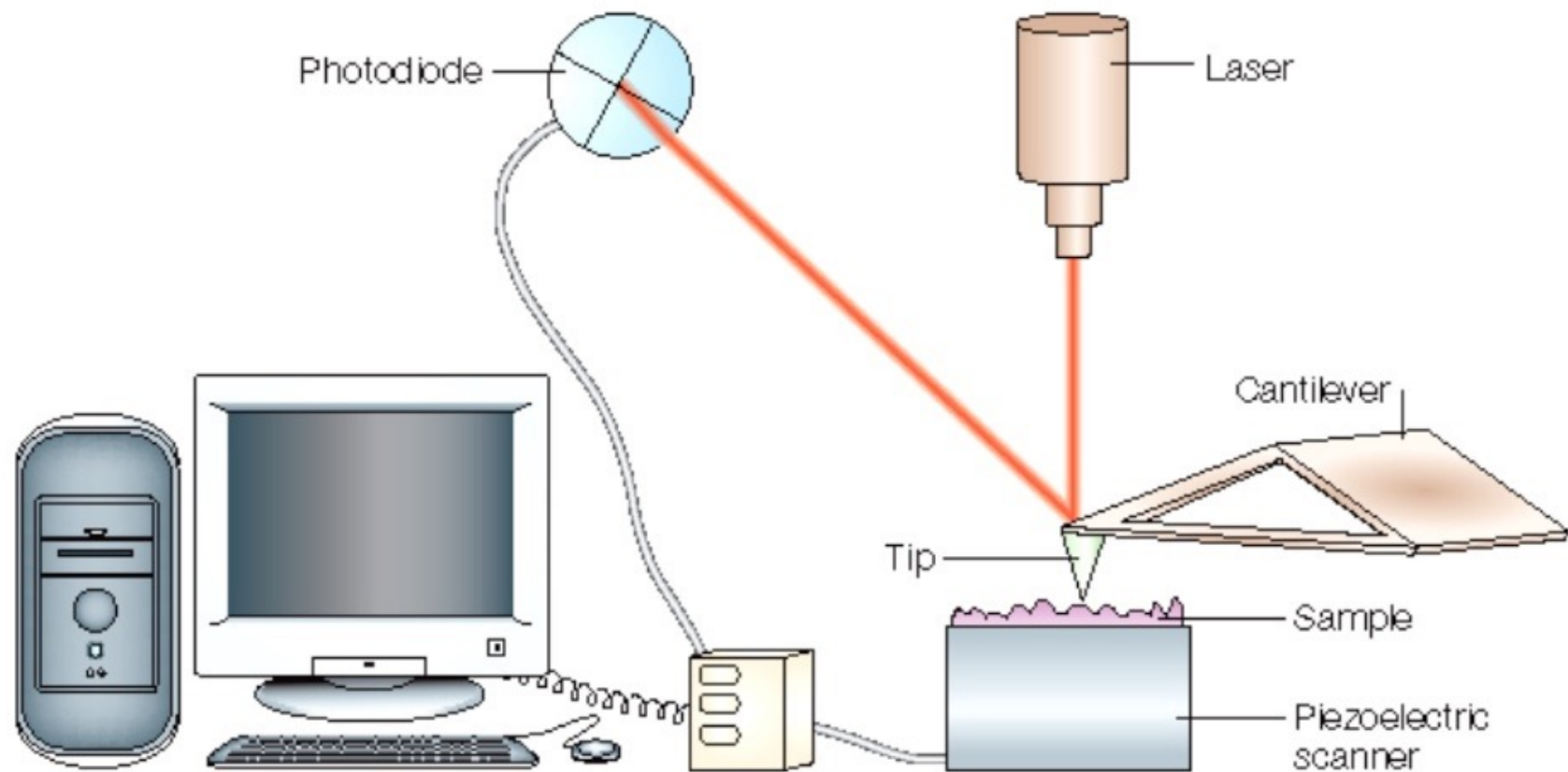
-réduction par un intermédiaire diffusible dite « navette à électrons » (quinone, AA soufrés, substances humiques,...).

-réduction par nanoconducteurs (nanowires) via des « pili-like » (Gorby et al., 2006).

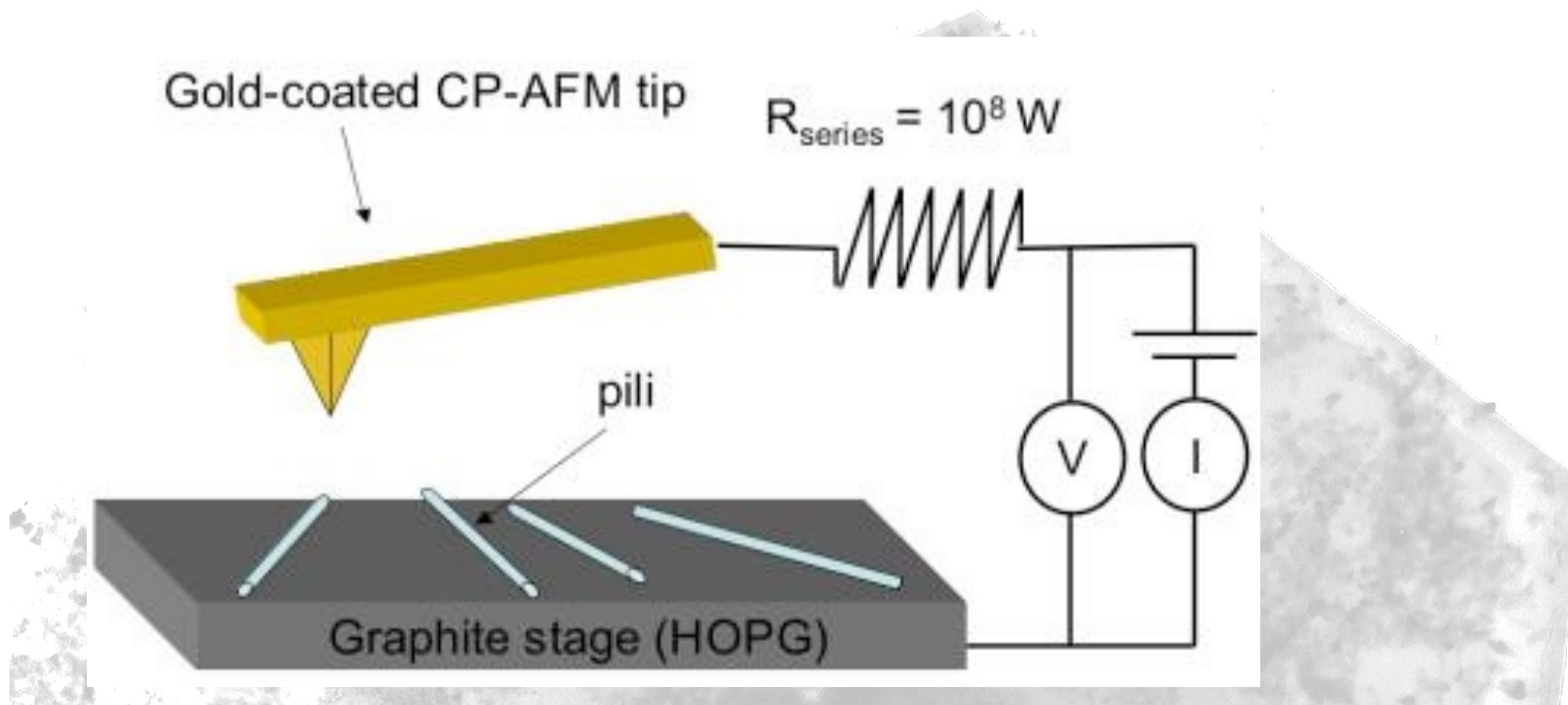




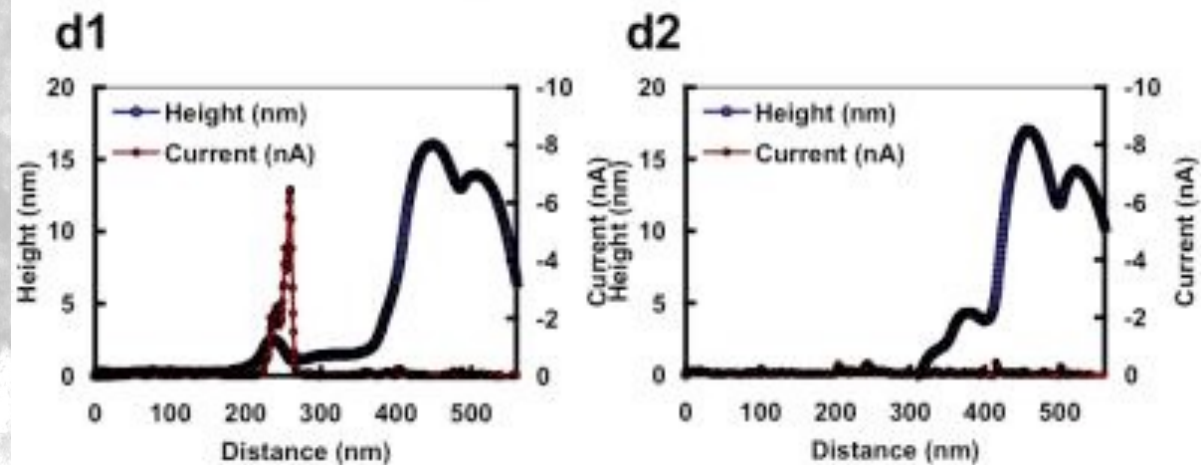
Complementation of a pilin (*pilA*)-deficient mutant of *Geobacter sulfurreducens* with the wild-type *pilA* gene produces a hyperpilated strain. Arrows point at pili. Photo credit: Gemma Reguera.

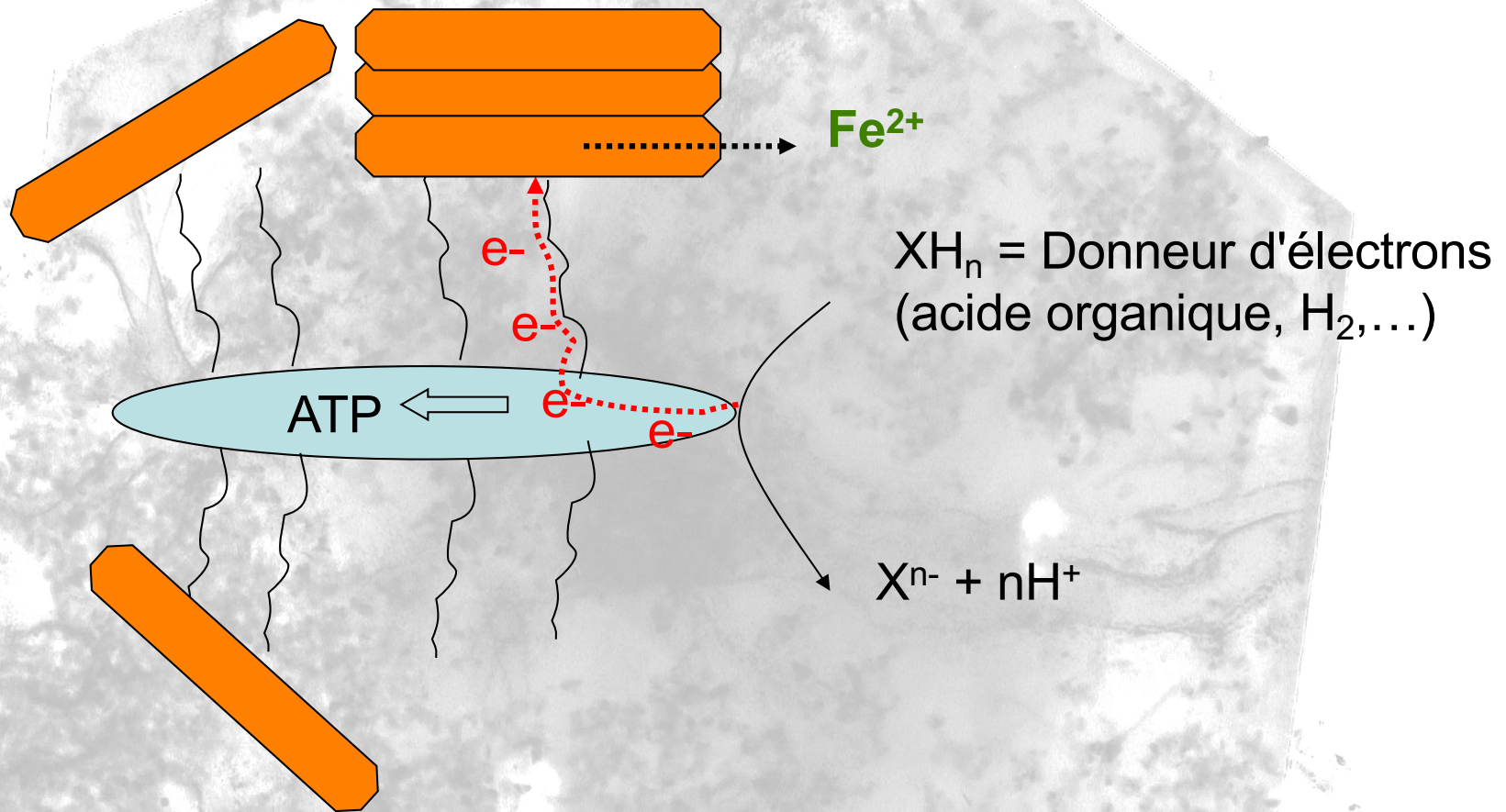


Schematic representation of the components of an atomic force microscope (AFM).



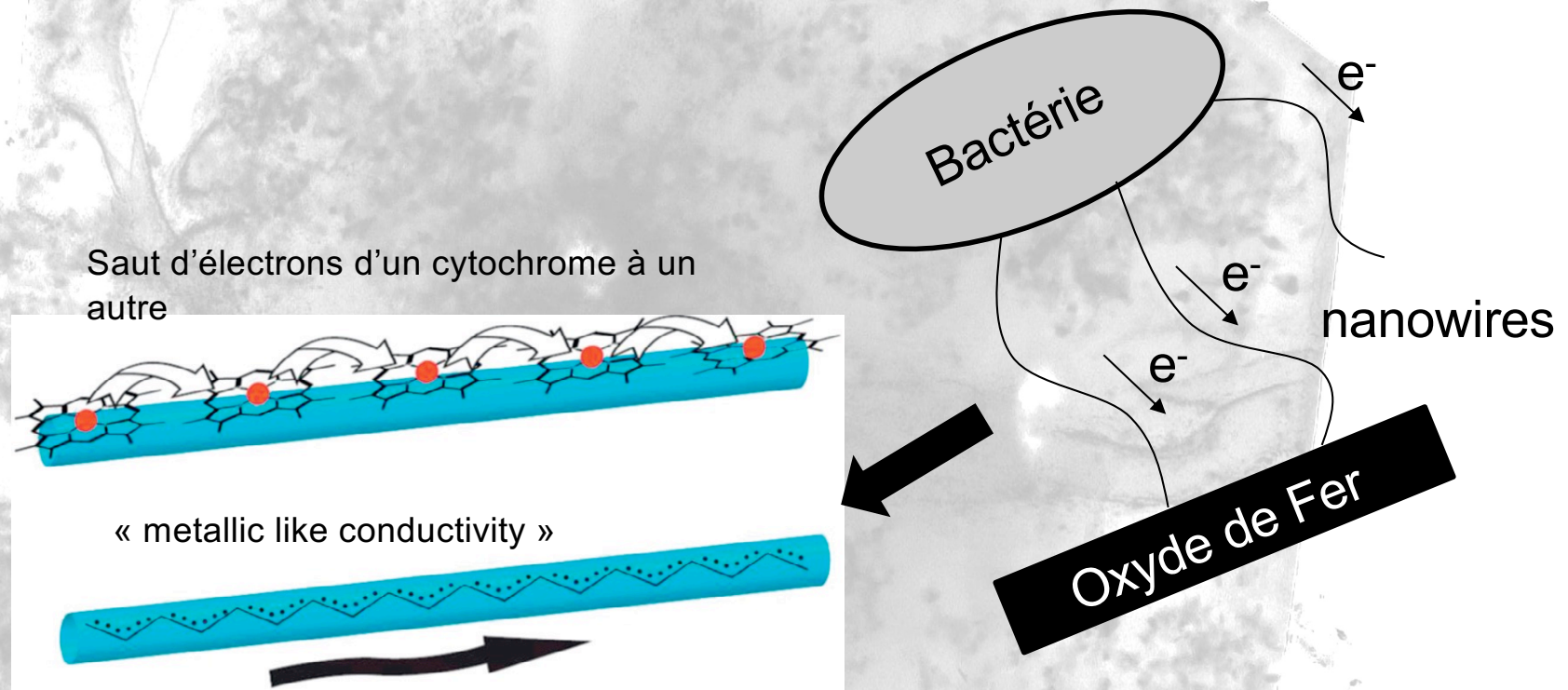
Topography
and current
overlay





Nanowires

- Un mécanisme de transfert d'électrons controversé
 - Défini par Lovley (2005) et Gorby (2006)



Malvankar N.S. et Lovley D.R. (2014) *Current Opinion in Biotechnology*, 27, 88-95

Gorby, Y.A., Yanina, S., McLean, J.S et al. (2006) *Proc Natl Acad Sci USA*, 103, 11358-11363

Reguera, G., McCarthy, K.D., Mehta, T., Nicoll, J.S., Tuominen, M.T., Lovley, D.R. (2005) *Nature*, 435, 1098-1011

Nanowires chez *Shewanella*

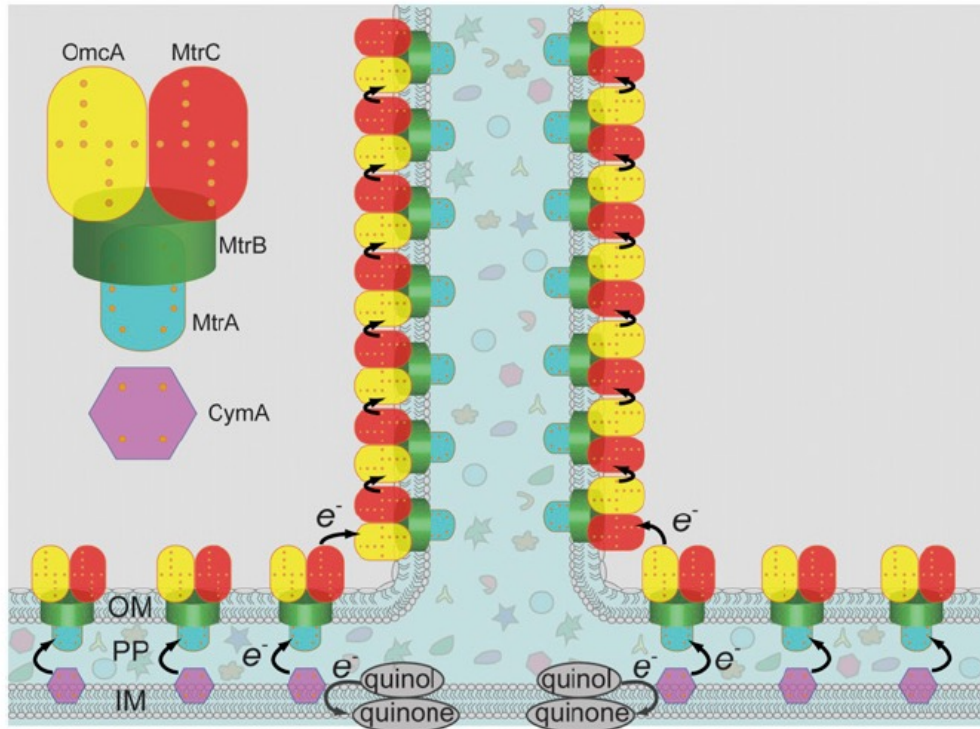
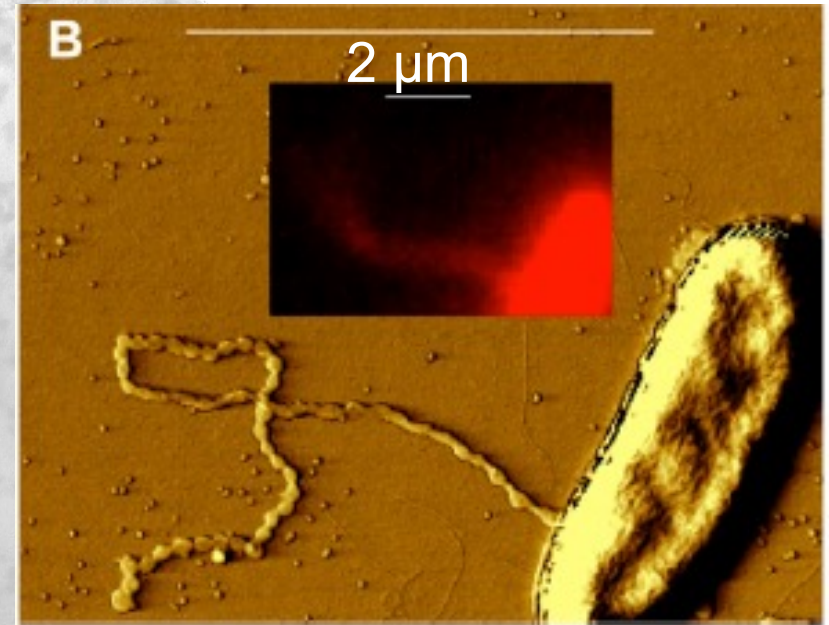


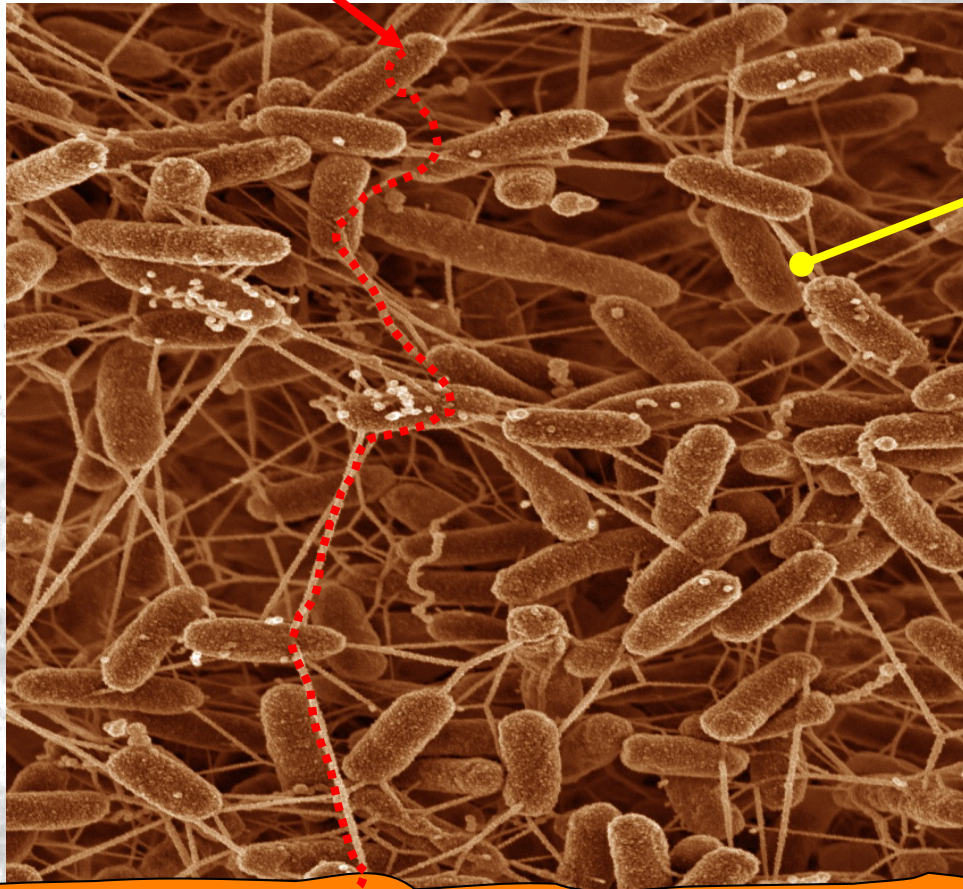
Fig. 4. Proposed structural model for *Shewanella* nanowires. *S. oneidensis* MR-1 nanowires are outer membrane (OM) and periplasmic (PP) extensions including the multiheme cytochromes responsible for extracellular electron transport.



Pirbadian et al., 2014, PNAS

Nanowires chez *Shewanella* : extension de la membrane cytoplasmique avec ses cytochromes

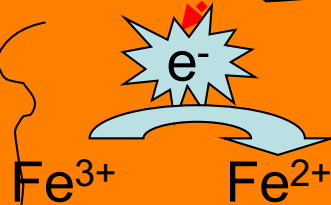
Donneur d'électrons (ac. organiques, H_2 ,...)



Biofilm de *Shewanella oneidensis* MR-1 cultivée sous carence d'accepteur d'électrons. Les cellules sont connectées par des nanoconducteurs de type pili.

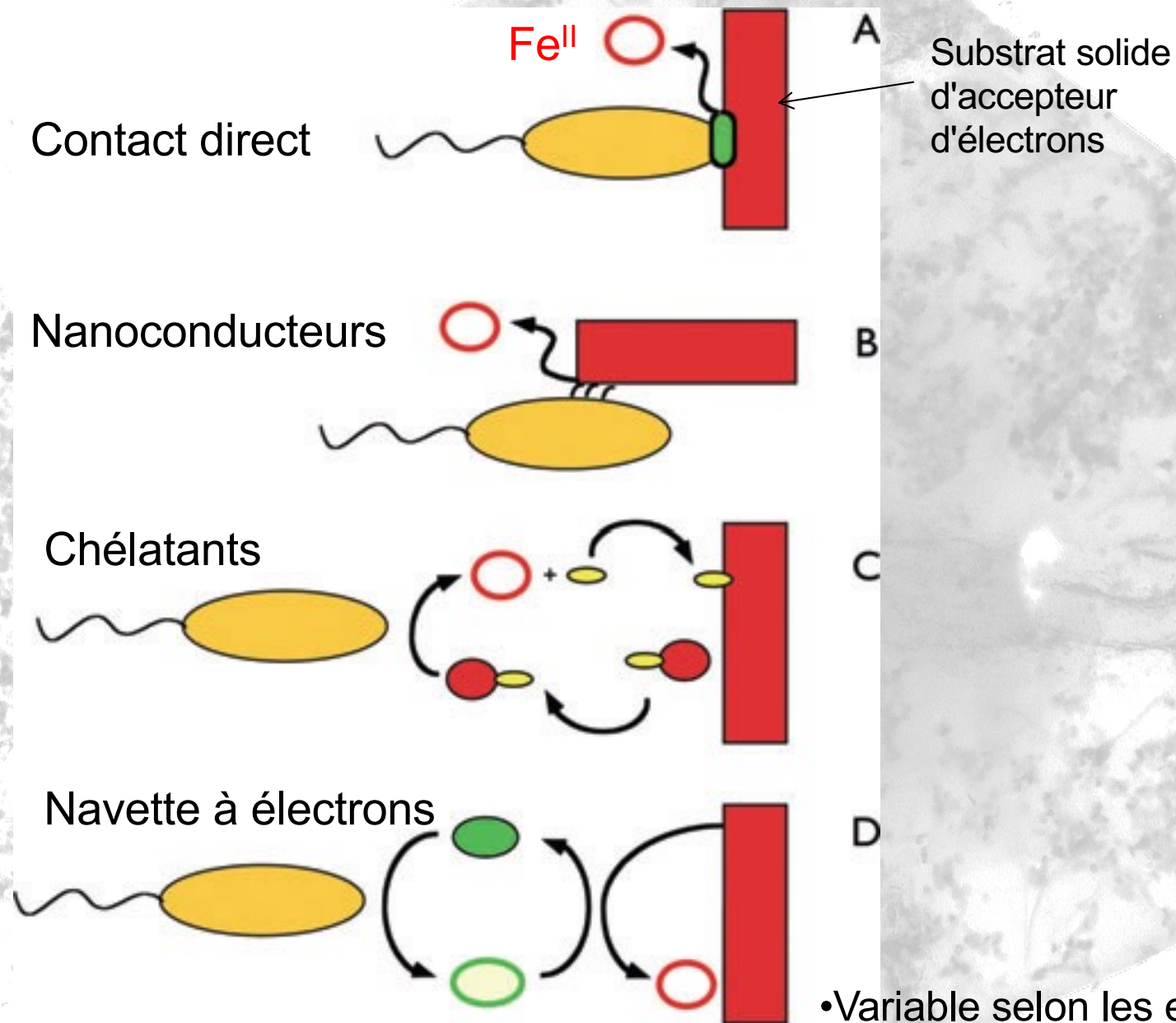
(Figure courtesy of Rizlan Bencheikh and Bruce Arey via Y. Gorby)

La présence de nanowires n'est pas exclusive des bactéries ferriréductrices et se rencontre chez d'autres groupes (des bactéries fermentaires, des cyanobactéries, des archaebactéries,...) (Gorby et al., 2006).

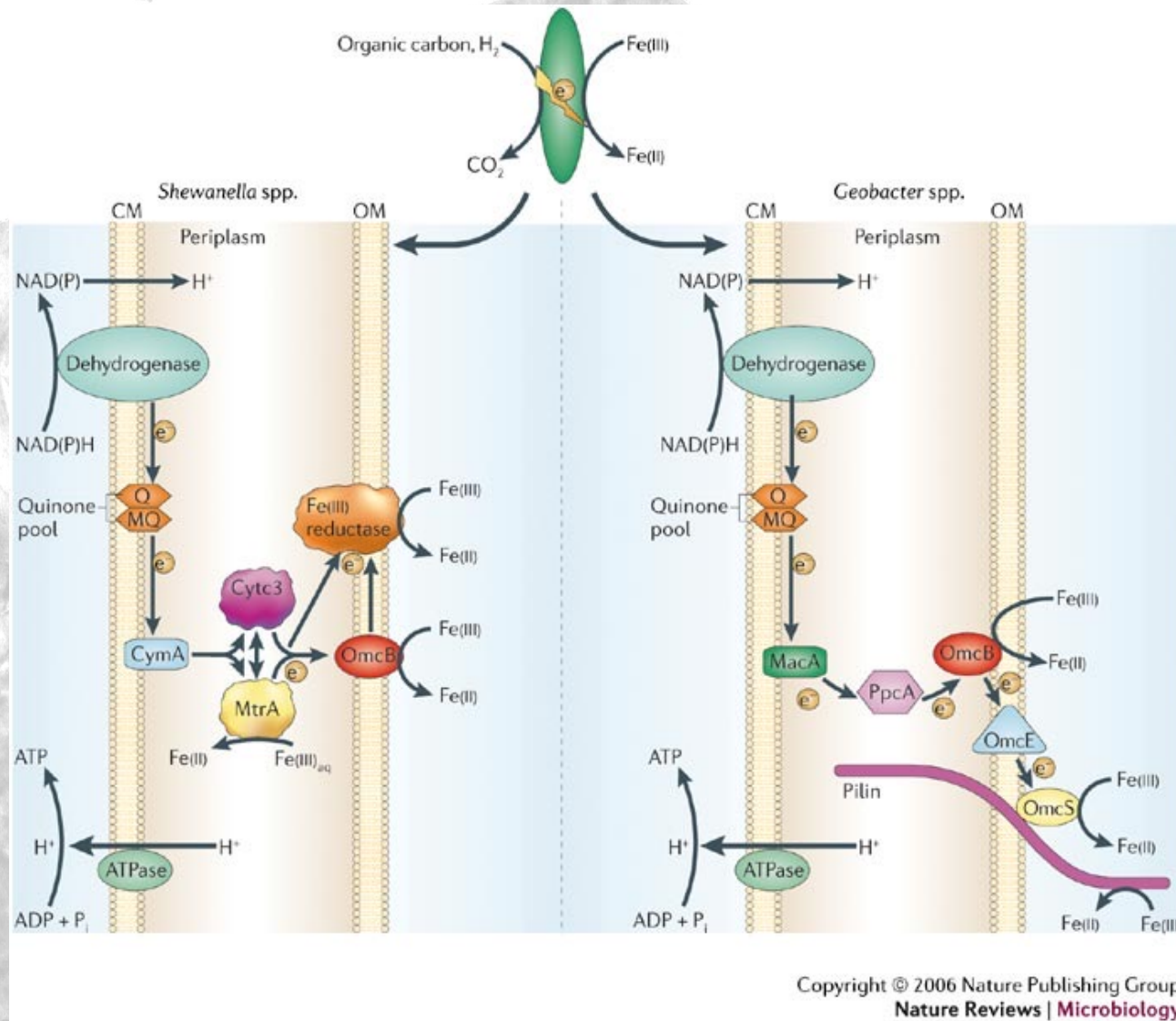


oxydes ferriques ($FeOOH$,...)

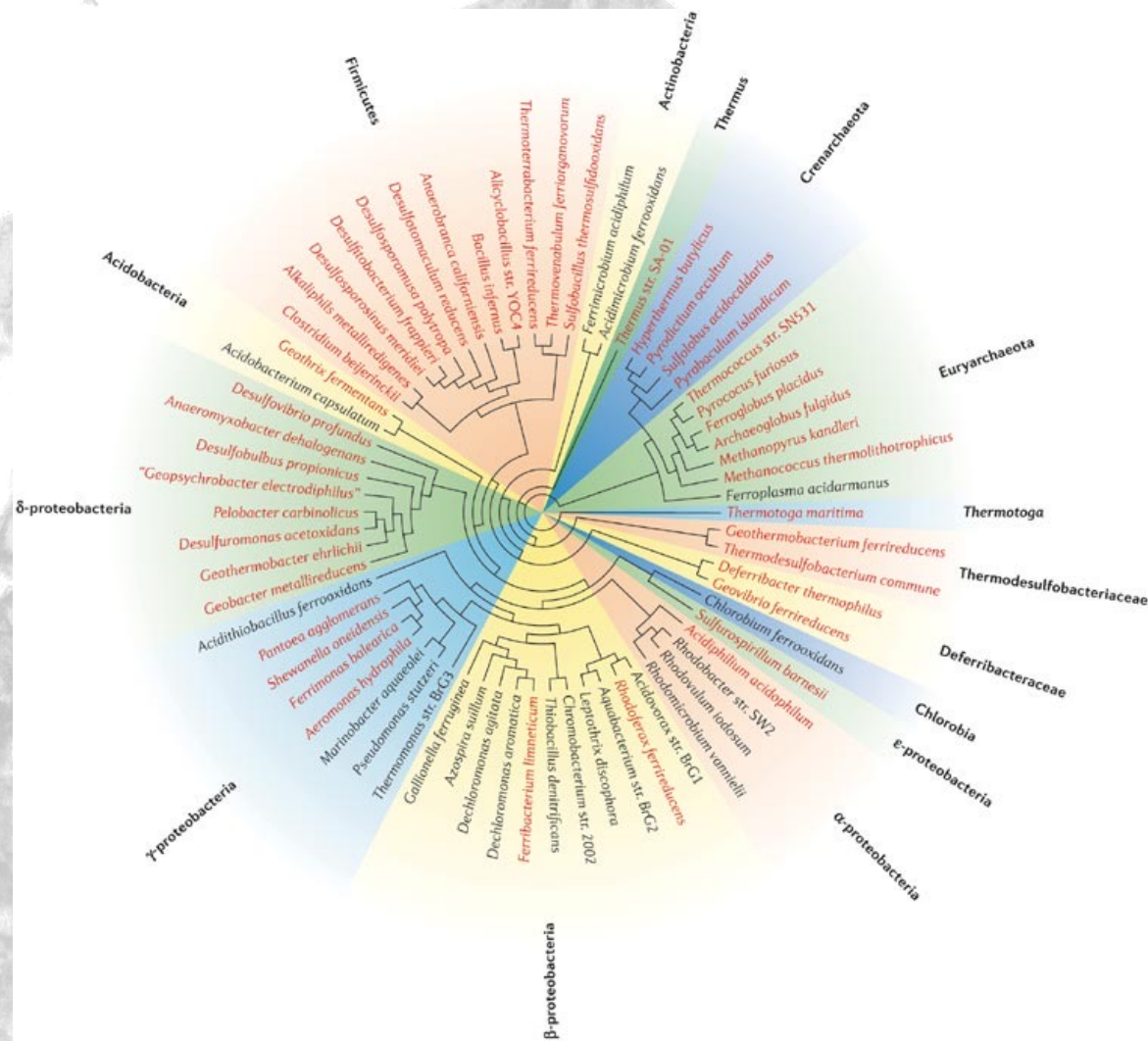
Mécanismes de réduction extracellulaire



•Variable selon les espèces bactériennes



Weber et al. *Nature Reviews Microbiology* 4, 752–764 (October 2006) | doi:10.1038/nrmicro1490

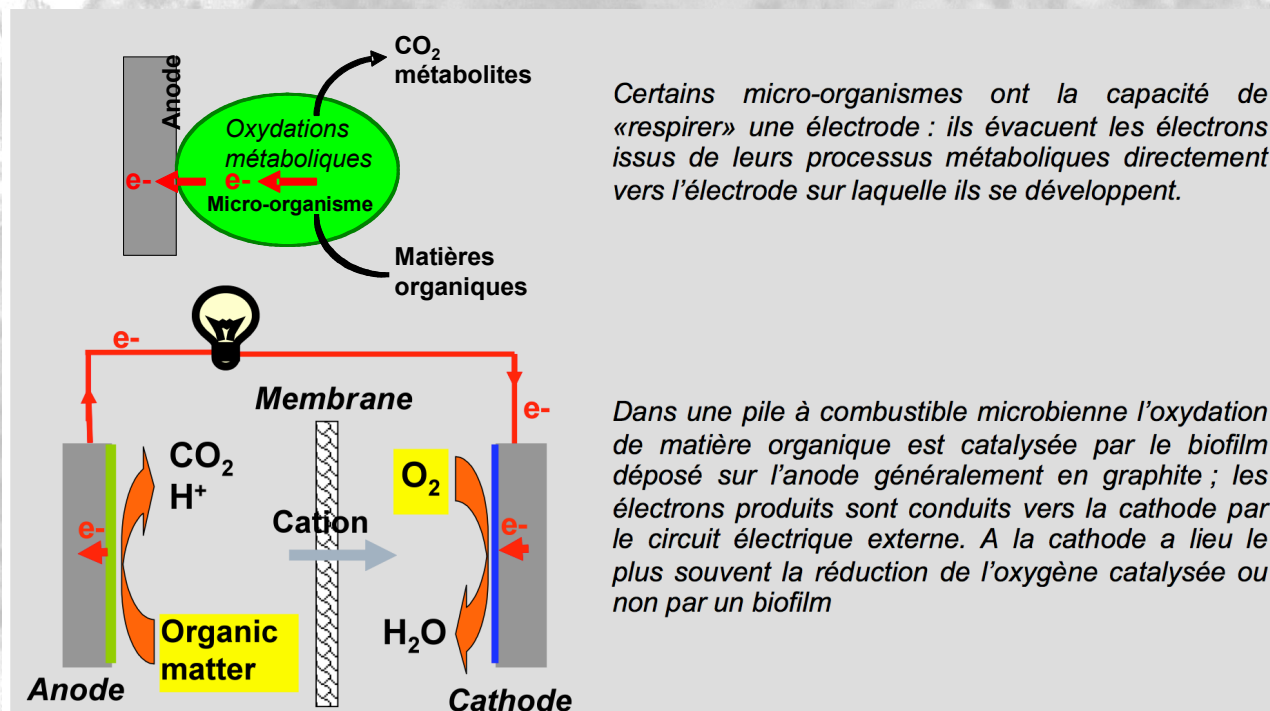


Copyright © 2006 Nature Publishing Group
Nature Reviews | Microbiology

Weber et al. *Nature Reviews Microbiology* 4, 752–764 (October 2006) | doi:10.1038/nrmicro1490

Respiration extracellulaire : applications

Piles à combustible ...(microbial fuel cell)



III. Le fer comme donneur d'électrons

- *Thiobacillus ferrooxidans* (pH 2), *Gallionella*, *Leptothrix*,... (pH neutre)
 - Oxydation du Fe^{2+} en milieu microaérobie
$$4\text{Fe}^{2+} + \text{O}_2 + 10 \text{H}_2\text{O} \longrightarrow 4 \text{« (FeOH)}_3 \text{»} + 8\text{H}^+$$
- *Azospirae oryzae* (pH neutre anoxie) ?
$$10\text{Fe}^{2+} + 12\text{H}^+ + 2\text{NO}_3^- \longrightarrow 10\text{Fe}^{3+} + \text{N}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$$
- D'autres microorganismes aussi oxydent Fe^{II} en utilisant l'énergie lumineuse et en absence d' O_2

(Straub *et al.*, 1996)

Fortes quantités **transformées** : ca. 24 mole Fe^{2+} /g biomasse

(Mouchet, 1992, JAWWA, avril, 158-167)

Oxydation biologique de Fe^{II}

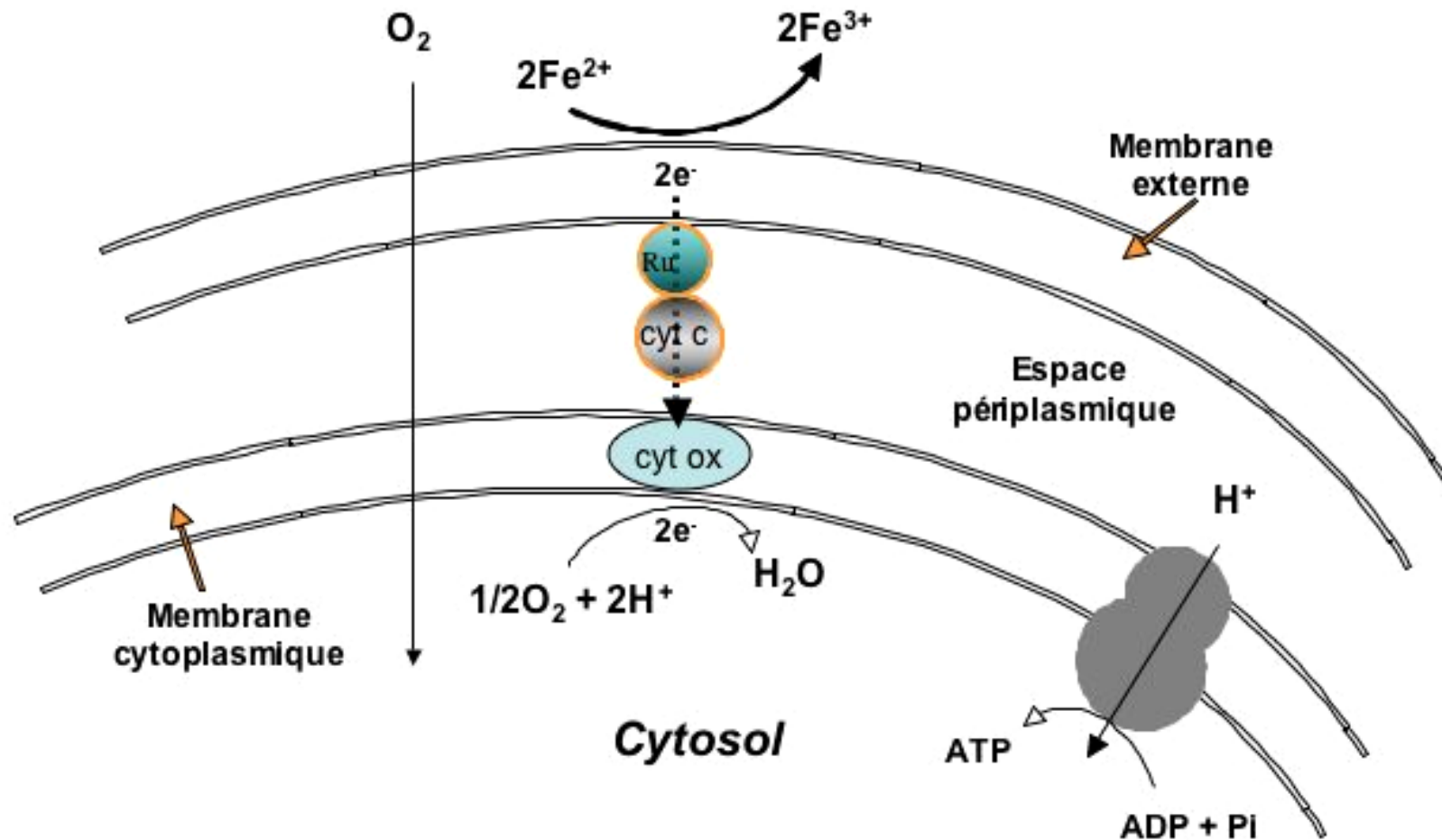
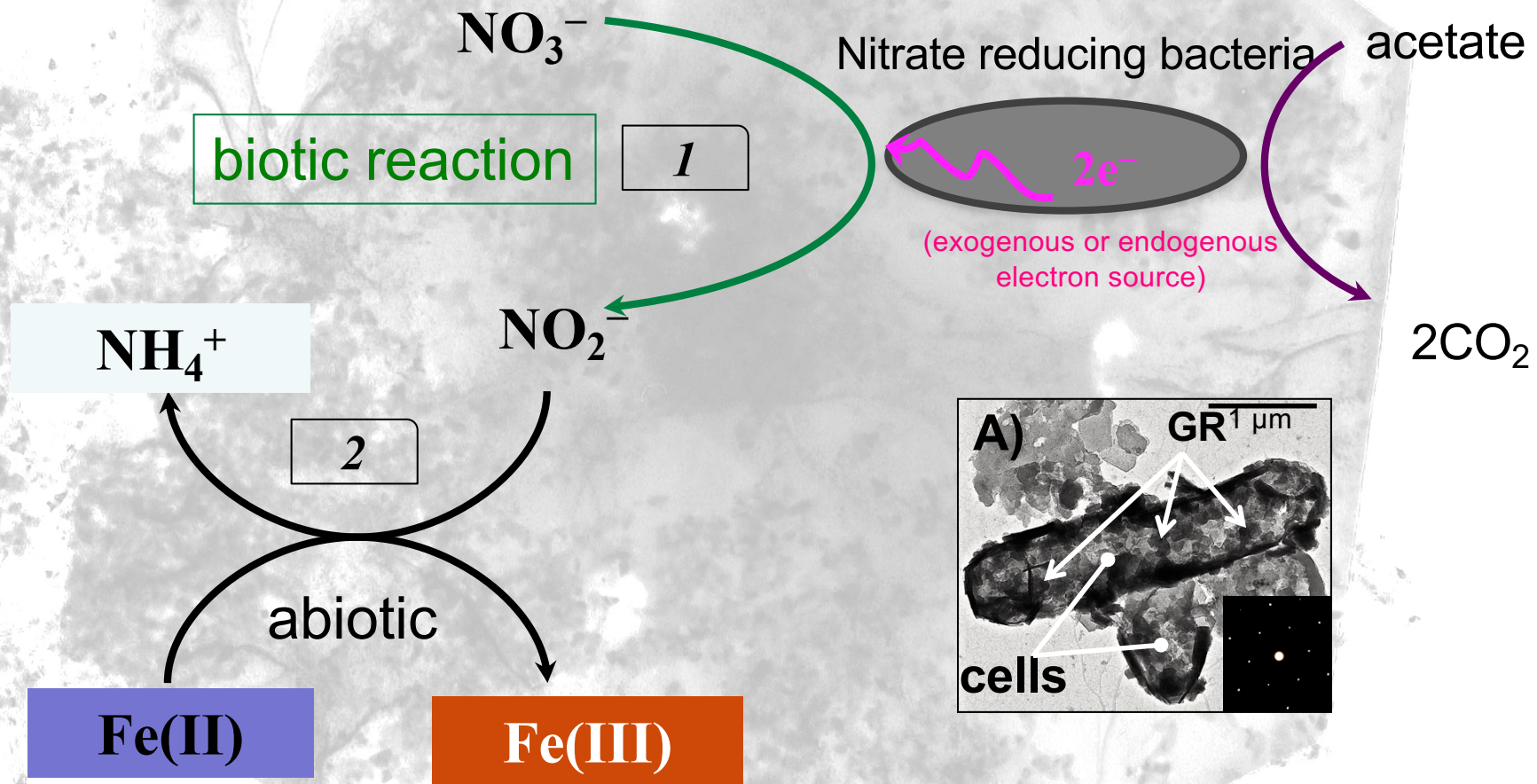
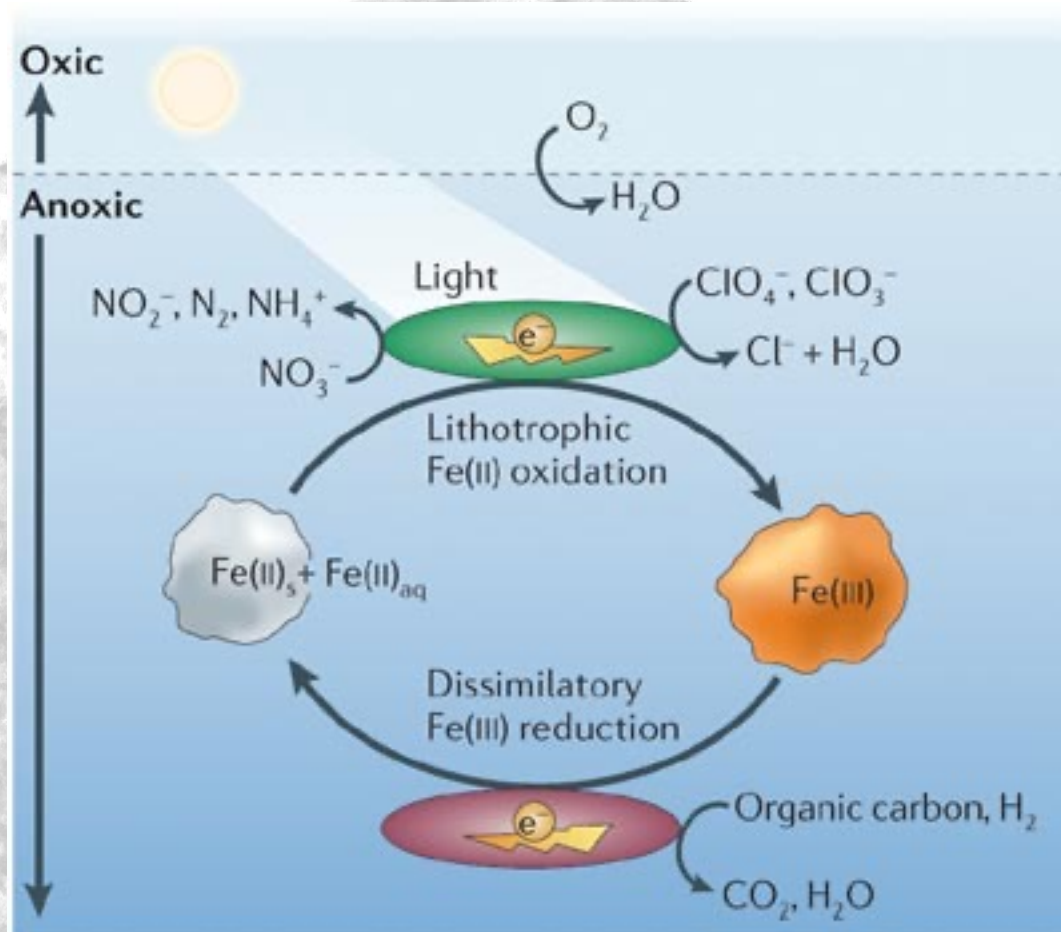


Figure 1 : Modèle de l'oxydation du $\text{Fe}(\text{II})$ chez *Thiobacillus ferrooxidans*. Le schéma représente une section de l'enveloppe cellulaire et du cytosol. Cyt c = cytochrome c, Ru = rusticyanine, cyt ox = cytochrome oxydase (adapté de (Ghiorse and Ehrlich, 1992)).

En milieu neutre le Fe^{III} précipite et donne lieu à des précipités importants de d'oxydes de fer : précipitation extracellulaire = détoxification

Oxydation indirecte de Fe^{II}

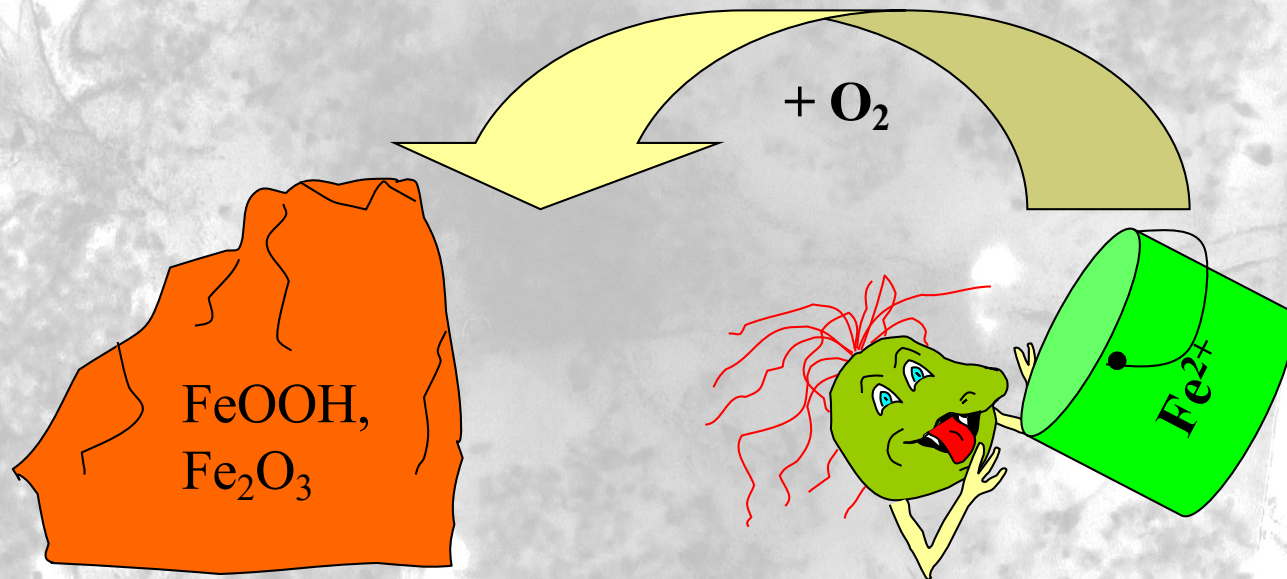




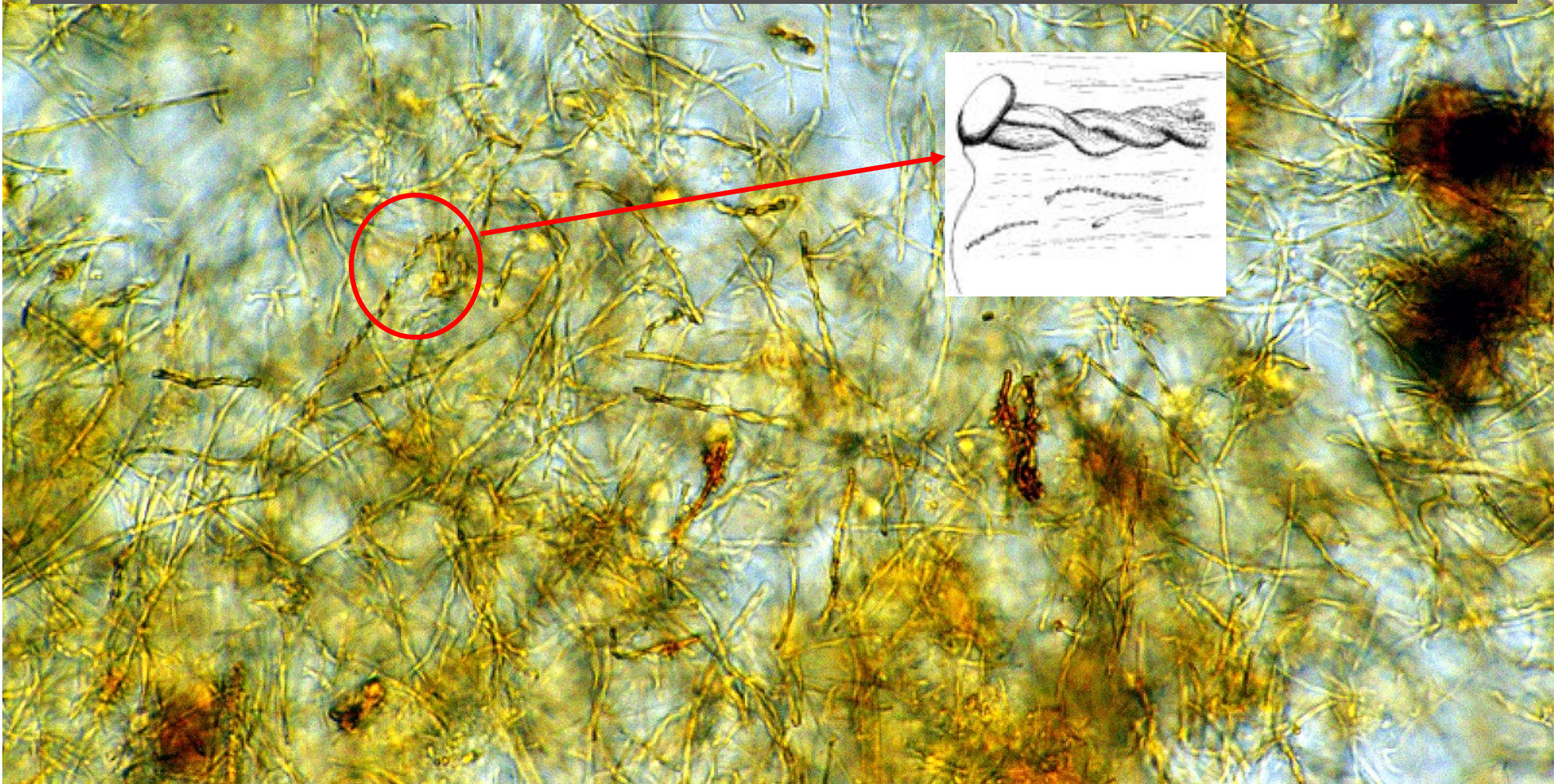
Copyright © 2006 Nature Publishing Group
Nature Reviews | Microbiology

Weber et al. *Nature Reviews Microbiology* 4, 752–764 (October 2006) | doi:10.1038/nrmicro1490

IV. Minéralisation du fer



1) Minéralisation du Fe(III) biogénéré



<http://www.discoverlife.org/nh/tx/Bacteria/images/bacteria.jpg>

2) Minéralisation du Fe(II) biogénéré

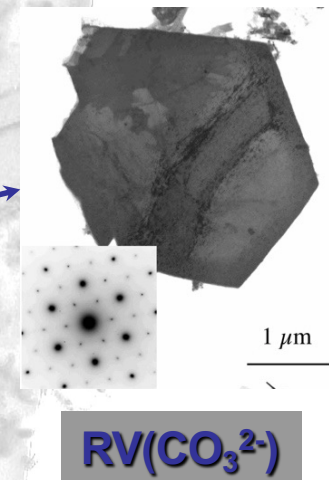
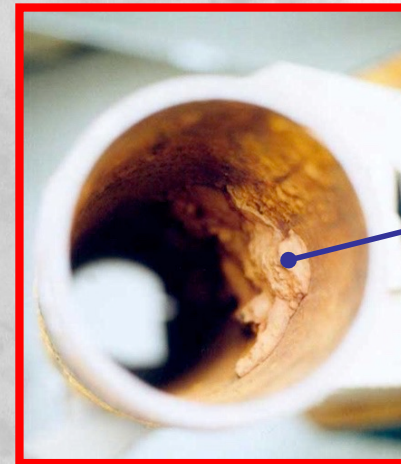
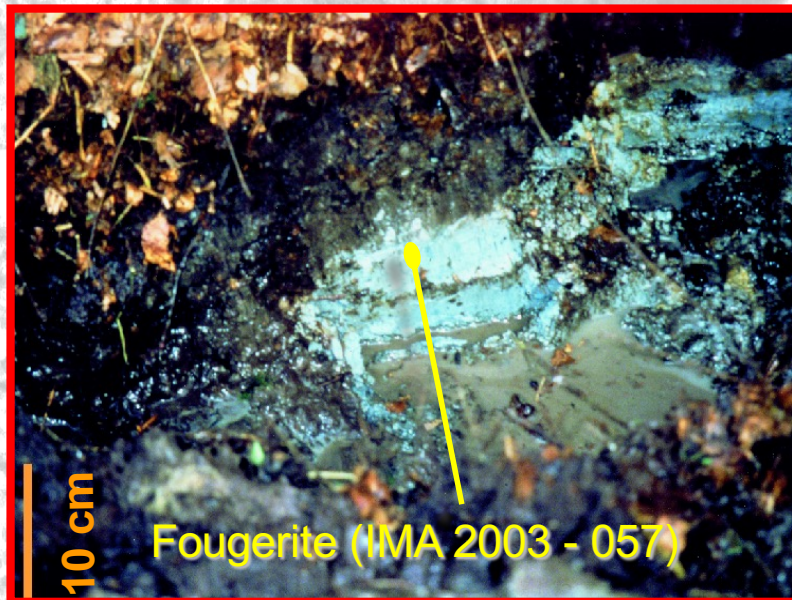
- Selon les conditions du milieu le Fe(II) minéralise sous différentes formes:
 - Magnétite ($\text{Fe}^{\text{III}}_2\text{Fe}^{\text{II}}\text{O}_4$)
 - Sidérite (en présence de carbonate) (FeCO_3)
 - Vivianite (en présence de phosphates) ($\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$)
 - Divers composés soufrés (pyrite en présence de sulfure)
 - Rouille verte ($\text{Fe}^{\text{III}}_2\text{Fe}^{\text{II}}_4\text{OH}_{12} \cdot 6\text{H}_2\text{O}[\text{HCO}_3]$)
- ➔ Les dépôts de magnétite seraient des indicateurs d'activité ferriréductrice (respiration) ancestrales (Pierre et al., 2002, BioMetals, 15:341 ;...de la magnétite sur Mars ?...)

Des minéraux FeII-FeIII générés par l'activité microbienne ?

Le minéral correspondant à la rouille verte (RV) est appelé fougérite et se trouve dans des **sols hydromorphes** (Trolard *et al.*, 1996).

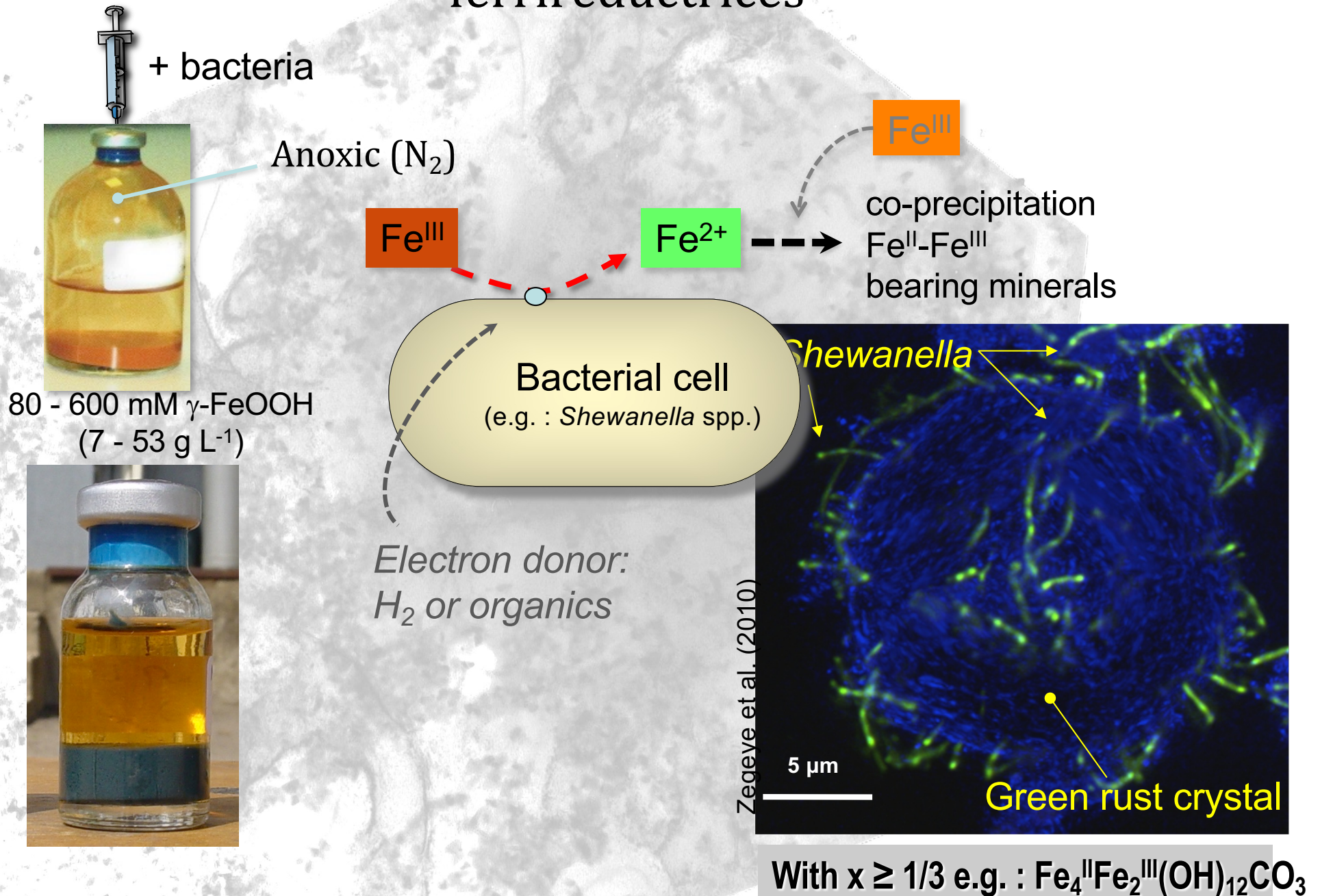
Les RV sont aussi des produits de corrosion:

- **RV SO_4^{2-}** en milieu marin (Refait *et al.*, 2003),
- **RV CO_3^{2-}** en eau douce (Stampfl *et al.*, 1969; Appenzeller, 2003).

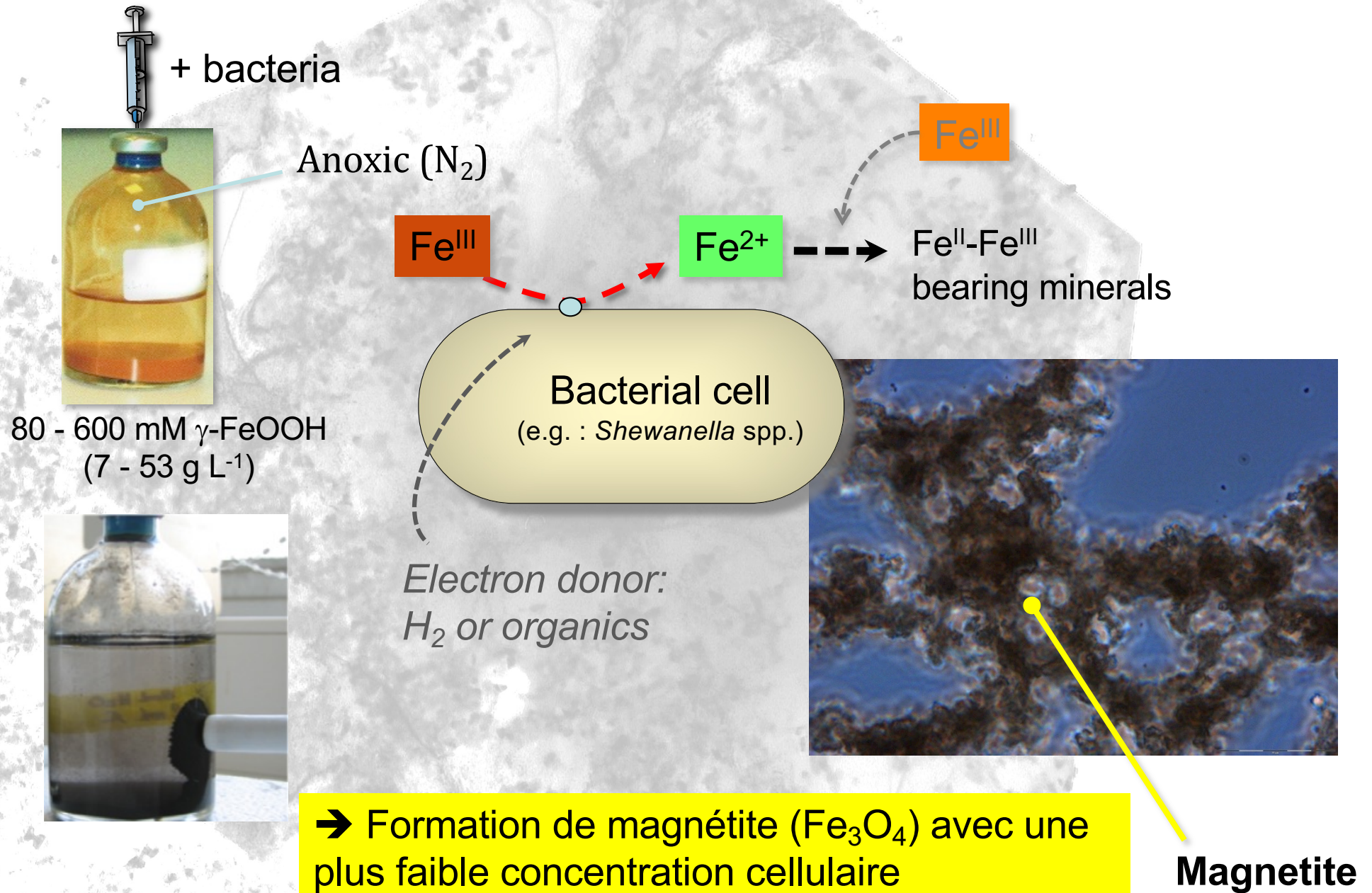


Rouille verte issue d'une canalisation en fonte corrodée.

Formation de rouille verte par les bactéries ferriréductrices



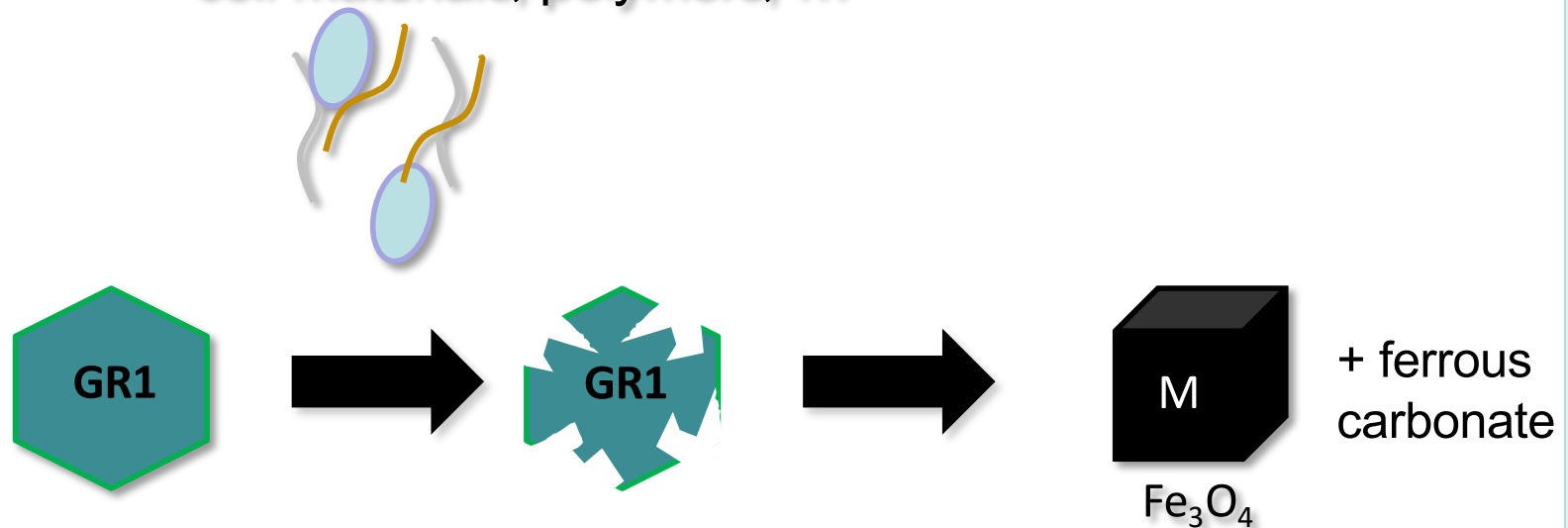
Formation de magnétite par les bactéries ferriréductrices



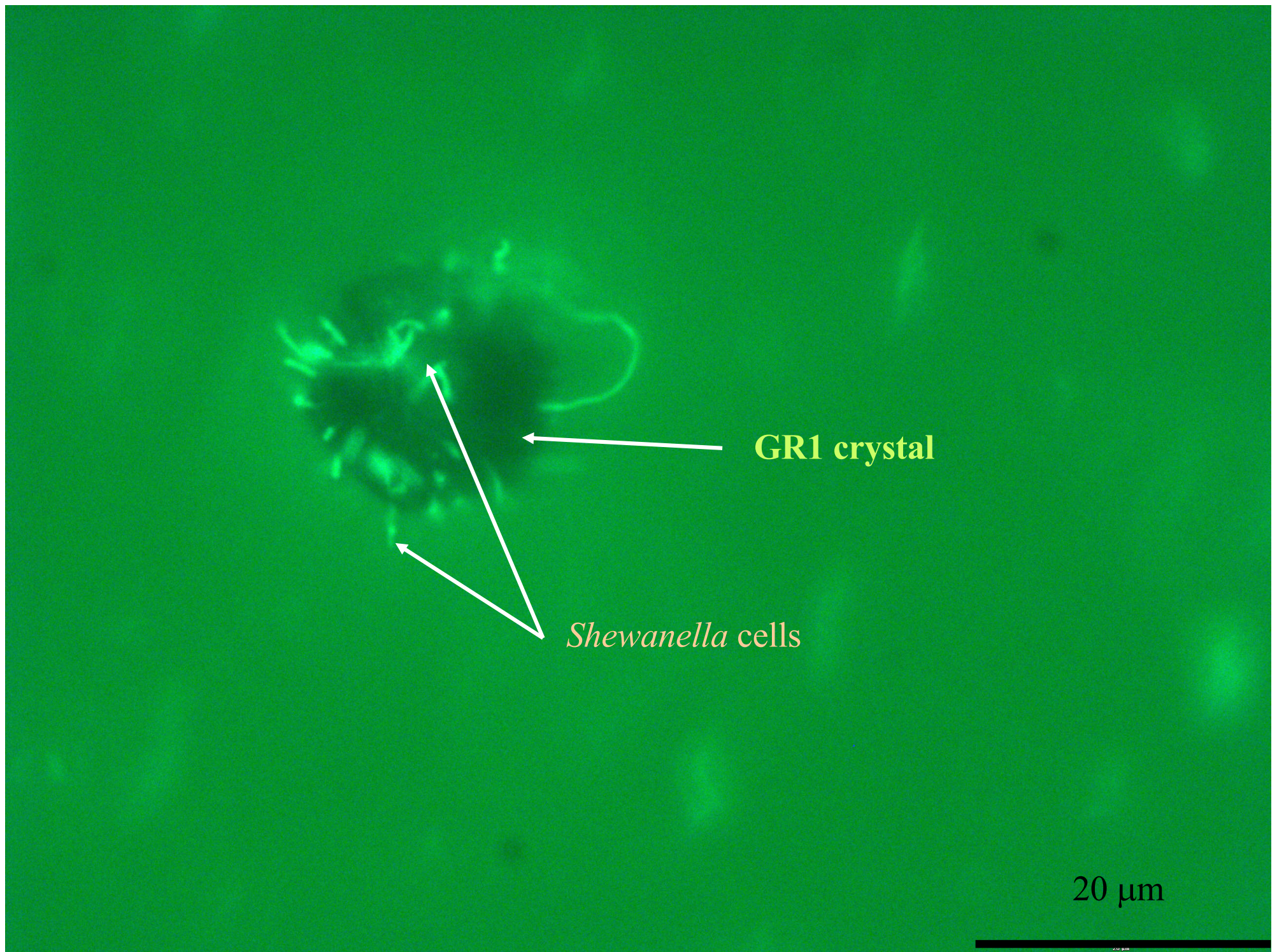
Comment contrôler la (bio)minéralisation ?

The precipitation of magnetite from GR dissolution can be prevented by cells, polymers, silicate, phosphate,...

+ cell materials, polymers, ...

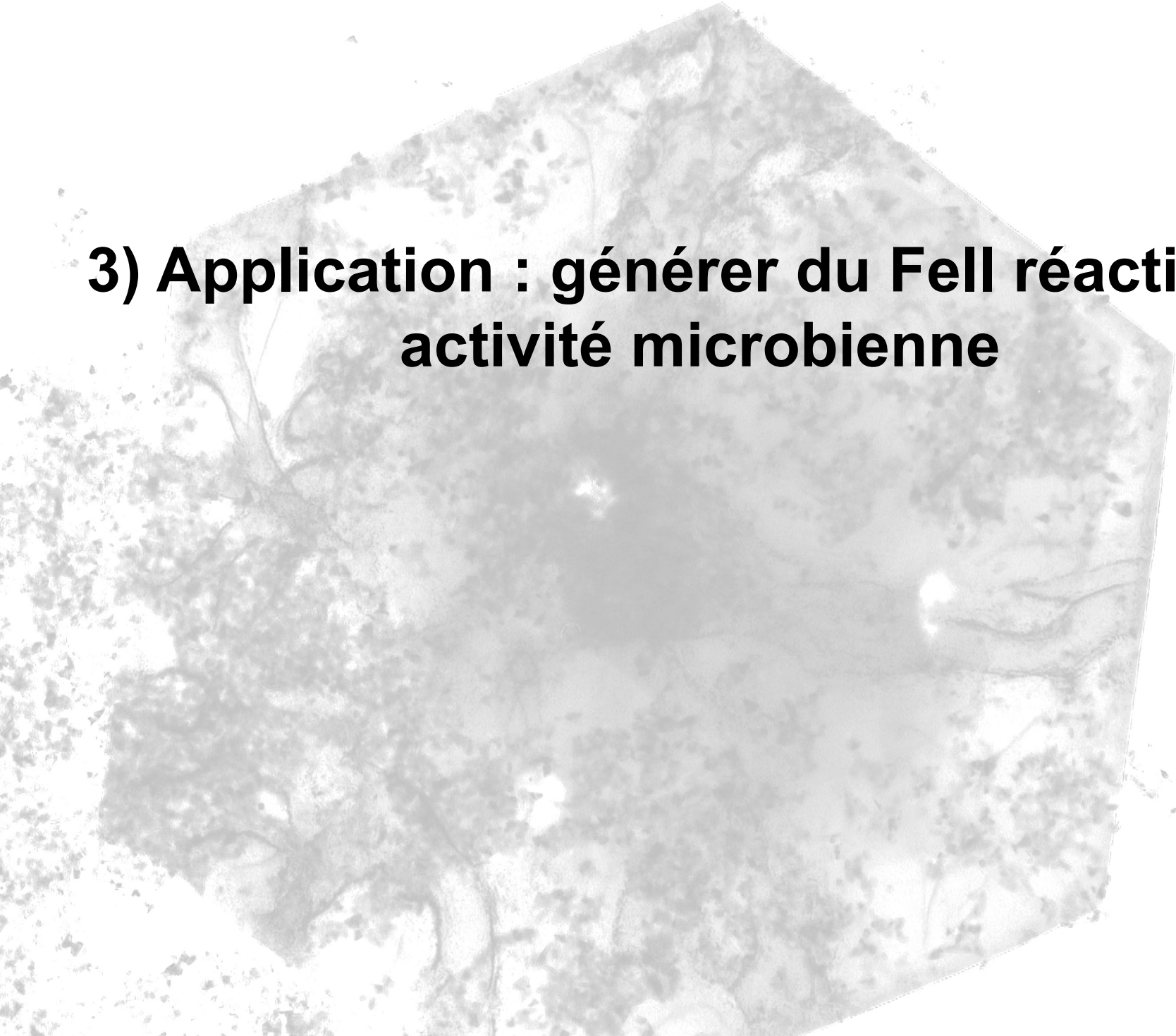


Le minéral apparaît comme un minéral transitoire de la formation de la magnétite (ou un précurseur).



Conclusions

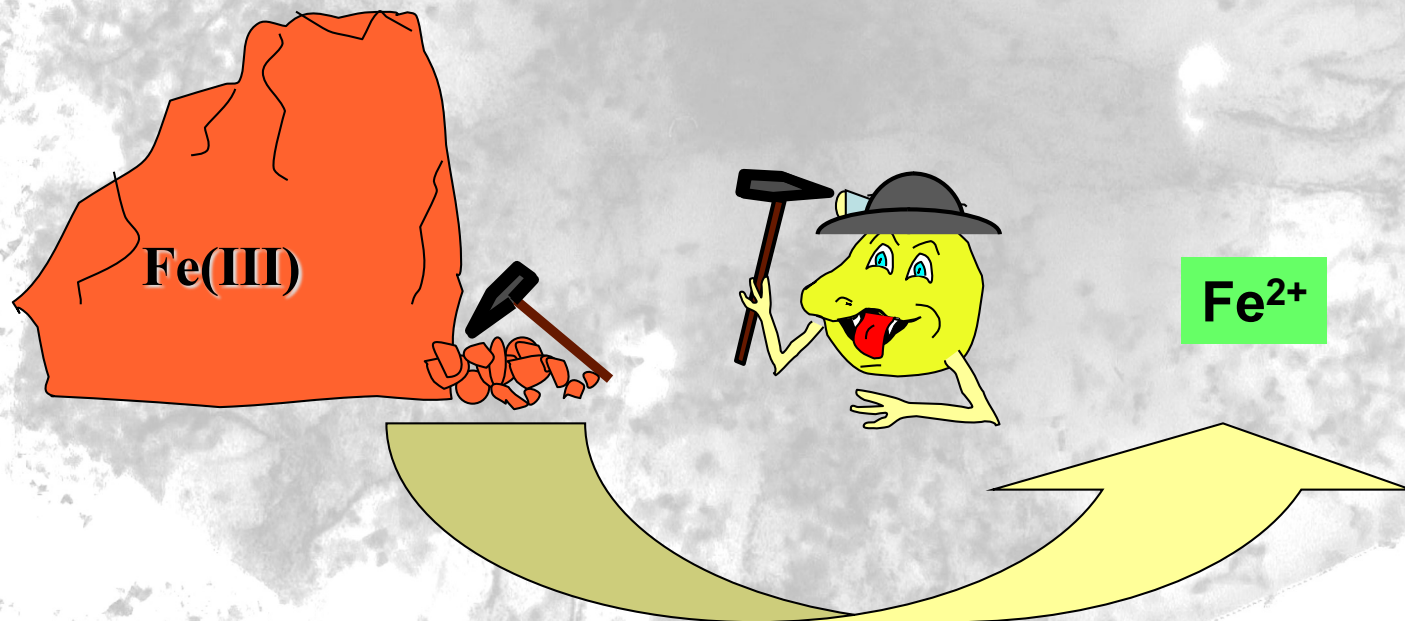
- Les bactéries possèdent un équipement enzymatique et protéique leur permettant de tirer pleinement profit des formes solides d'accepteurs potentiels d'électrons sous formes solides (FeIII, MnIV).
- En anaérobie, là où ces formes oxydées peuvent être abondantes (sols : 10 mmol / kg MS, sédiments lacustres), la matière organique peut être oxydée complètement.
- Applications ? Tirer profit de ce FeII ?
 - réaction de Fenton (FeII = catalyseur)
 - utiliser le pouvoir réducteur de FeII...

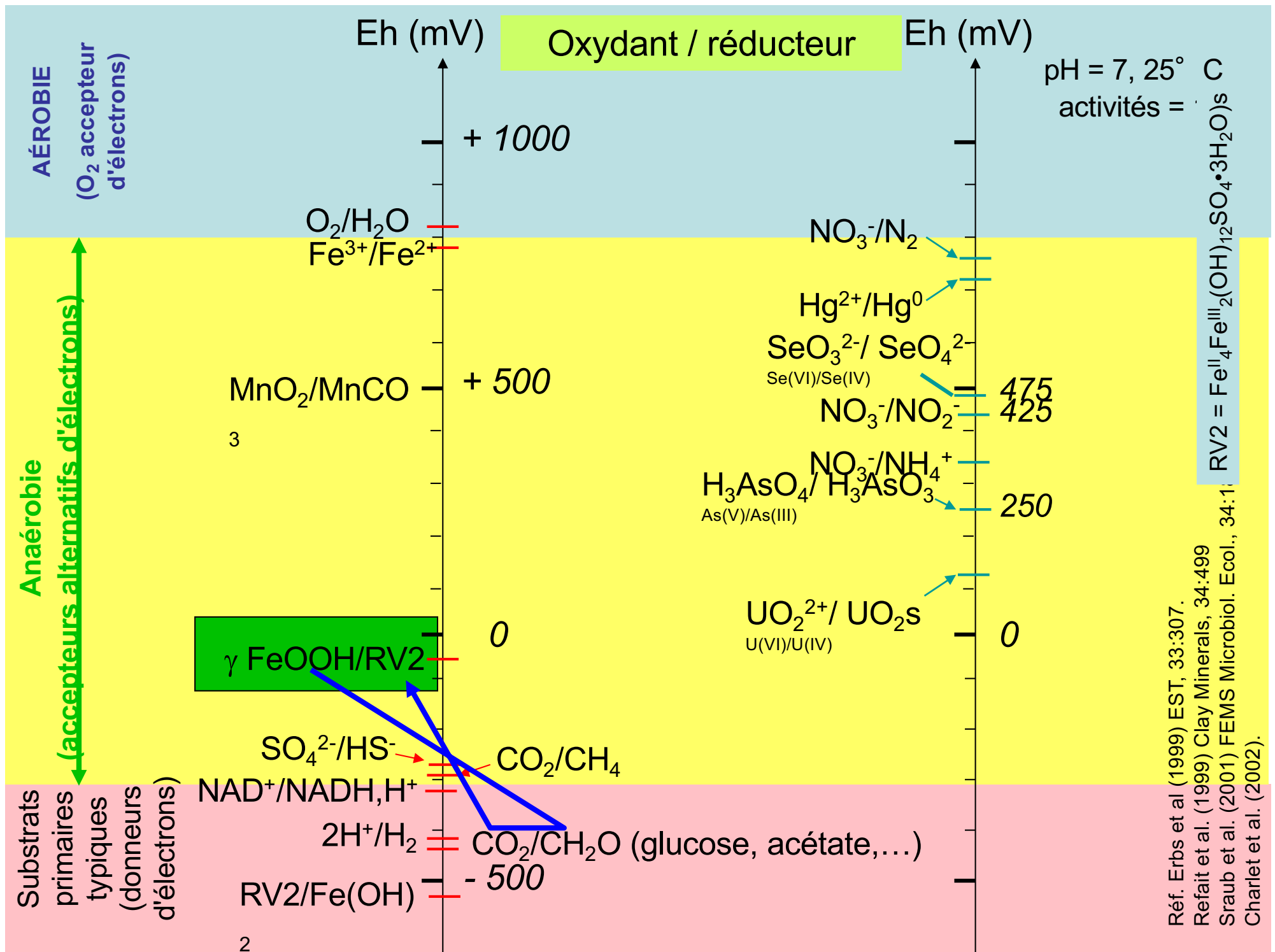


3) Application : générer du FeII réactif par activité microbienne

Rôle des microorganismes dans l'apport de Fe(II) "réactif"

- Fixation du Fe(III) en aérobie sous l'action des sidérophores
 - 0,3 à 3 μmoles (0,017 à 0,17 mg) Fe fixé par gramme de cellule.
- Utilisation du Fe(III) comme accepteur final d'électrons







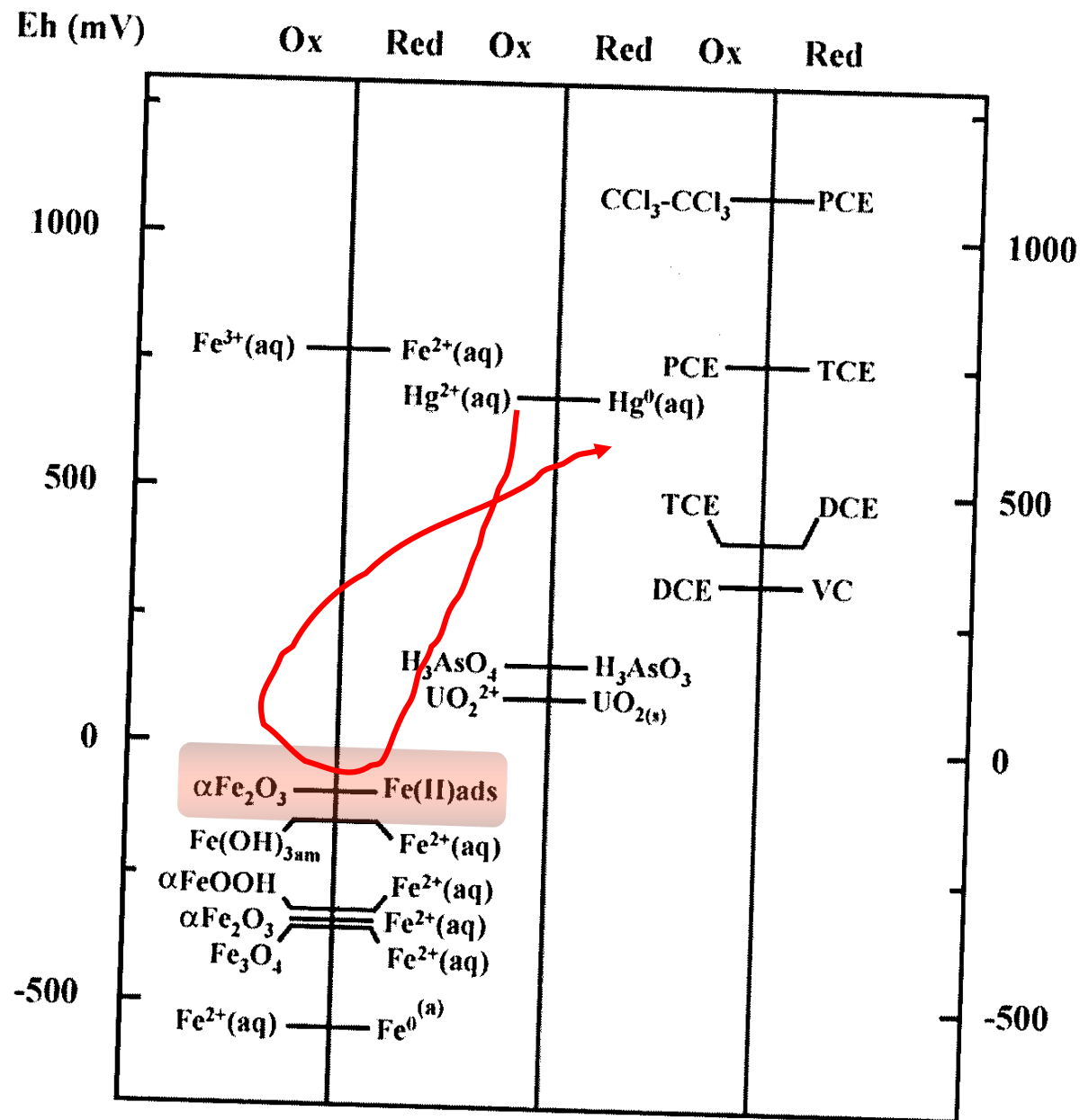
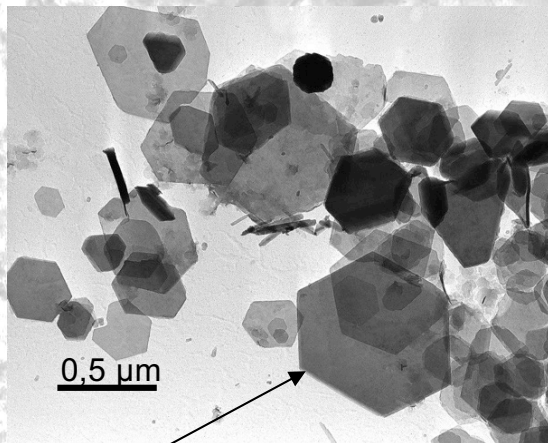


Fig. 1. E_h values computed for various Fe(II)/Fe(III) couples (adapted from Stumm and Sulzberger, 1992) and for TCE/DCE, As(V)/As(III) and Hg(II)/Hg⁰ at pH 7.0.

Réduction de polluants métalliques par du Fe(II) structural

- Des composés minéraux mixtes Fe(II)/Fe(III) réagissent avec de nombreux ions inorganiques (et organiques e.g. CCl_4) dont : Hg^{2+} , As(V), Cr(VI), séléniate,... (Génin et al., 2001 ; Elsner et al., 2004).



Minéral mixte

Fe(II)/Fe(III) = rouille verte

Hg^{2+} , As(V), Cr(VI),...

Hg^0 , As(III), Cr(III),...
+
Fe(III)s
(FeOOH,...)

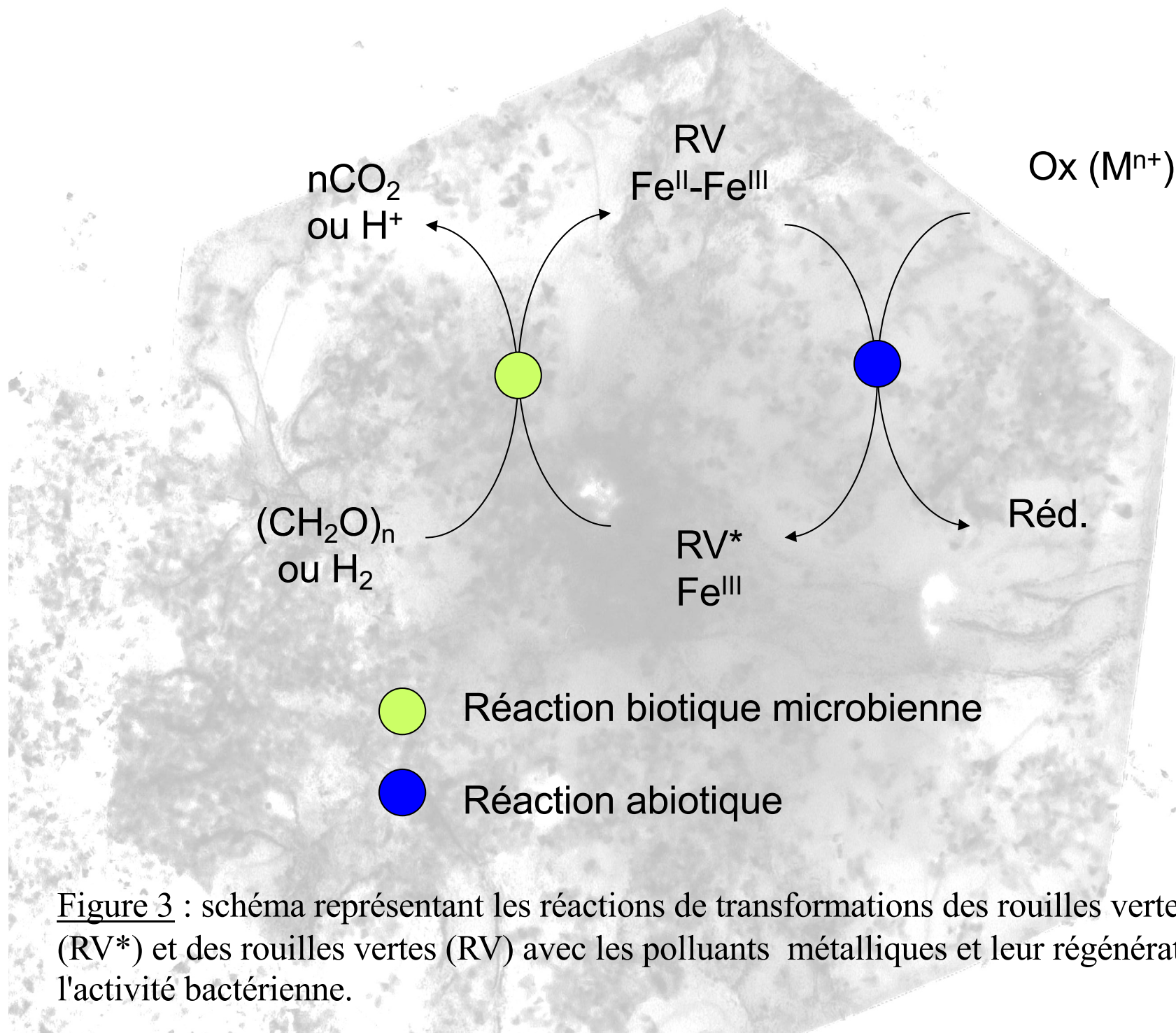


Figure 3 : schéma représentant les réactions de transformations des rouilles vertes ferriques (RV*) et des rouilles vertes (RV) avec les polluants métalliques et leur régénération par l'activité bactérienne.

Pour aller plus loin ou réviser...

- - Introduction to Geomicrobiology (Kurt KONHAUSER) 2007, chez Blackwell (voir en attaché) (peut-etre est-il deja dans la BU)
- - *Iron Oxides: From Nature to Applications*, First Edition. Edited by Damien Faivre. 2016Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA. Published 2016 byWiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA.
- lien internet : <https://catalog.libraries.psu.edu/catalog/19515597>
- [Mise à niveau microbiologie:](#)
- **JORAND Frédéric P.A.** (2017) La cellule bactérienne : unité fonctionnelle du biofilm, In : *Interactions matériaux – microorganismes. Bétons et métaux et métaux plus résistants à la biodétérioration*. C. Lors, F. Feugéas, B. Tribollet (Eds), EDP Sciences, Paris, pp 67 – 96.
- [\(cf sur Recherche Gate ou BU\)](#)