

Une histoire de fer... : autour des tourbières

Autor(en): **Aragno, Michel / Aubort, Daniel**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **142 (2022)**

PDF erstellt am: **30.06.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-1033251>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

UNE HISTOIRE DE FER... AUTOUR DES TOURBIÈRES

MICHEL ARAGNO¹ ET DANIEL AUBORT²

Résumé

Les films iridescents fréquemment observés à la surface d'eaux stagnantes au voisinage de tourbières ne sont pas le fait d'une pollution aux hydrocarbures, mais de films d'oxydes ferriques. Cet article tente de situer ce phénomène dans le cycle microbiologique du fer dans l'écosystème d'une tourbière et plus généralement de sols hydromorphes anoxiques.

Mots-clés : films iridescents, tourbières, sols hydromorphes, cycle du fer.

Abstract

Iridescent films are frequently observed on the surface of stagnant waters near peat bogs. Although frequently but erroneously attributed to hydrocarbon pollution, they consist of iron oxide films. This paper attempts to situate this phenomenon within the microbiological cycle of iron in a peat bog and more generally in hydromorphic, anoxic soils.

Keywords: iridescent films, peat bogs, hydromorphic soils, iron cycle.

Zusammenfassung

Auf der Oberfläche von stehenden Gewässern in der Nähe von Torfmooren werden häufig schillernde Filme beobachtet. Sie bestehen aus Eisenoxidfilmen obwohl sie häufig – aber fälschlich – der Verschmutzung durch Kohlenwasserstoffe zugeschrieben werden. Dieser Artikel versucht, dieses Phänomen innerhalb des mikrobiologischen Kreislaufs von Eisen in einem Torfmoor und allgemeiner in hydromorphen, anoxischen Böden zu beschreiben.

Stichworte : schillernde Filme, Torfmoore, hydromorphe Böden, Eisenkreislauf.

¹ Professeur honoraire de microbiologie de l'Université de Neuchâtel, Emile-Argand 11, 2000 Neuchâtel, Suisse, michel.aragno@unine.ch Adresse actuelle: Petits-Chênes 15, 2000 Neuchâtel, Suisse.

² Photographe naturaliste, route Carroz 28, 1867 Ollon, Suisse.

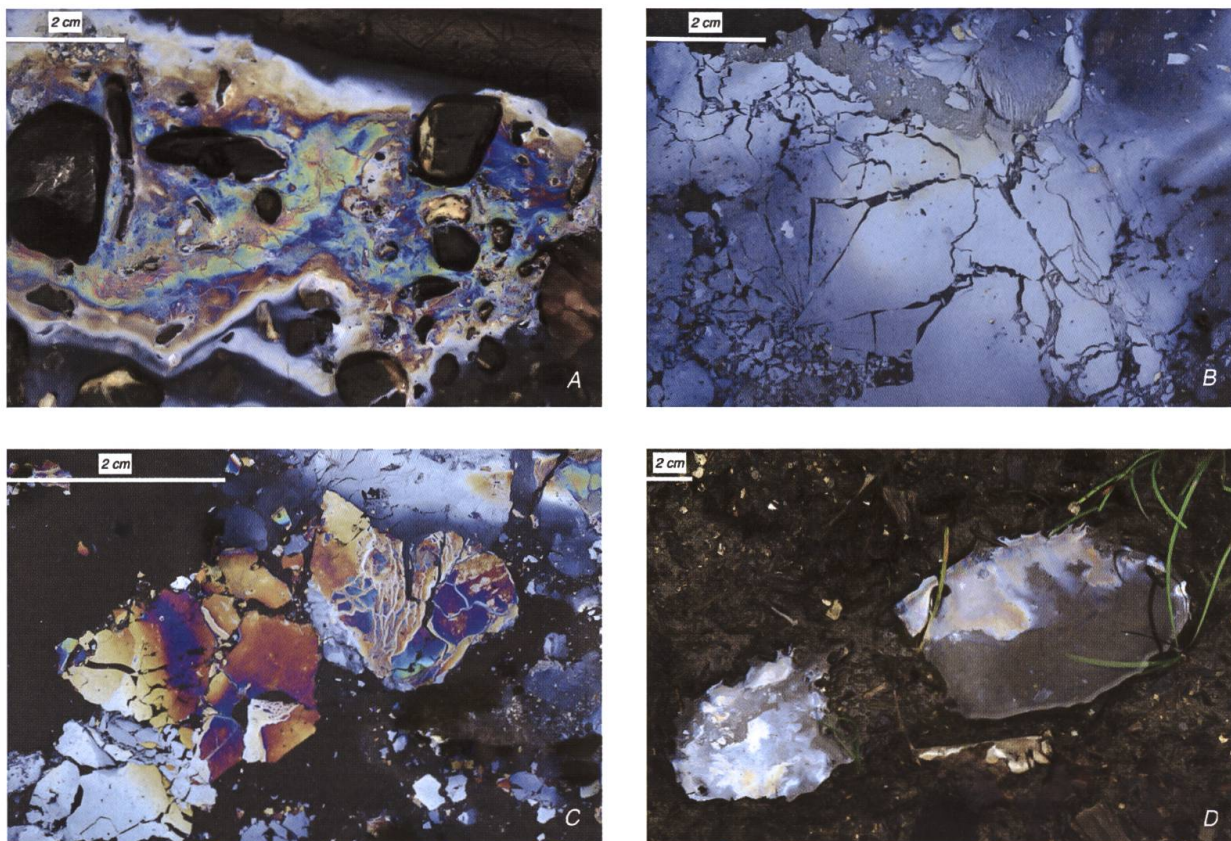


Fig. 1. Films iridescents à la surface d'eaux stagnantes.

A et C: flaque d'eau stagnante d'un chemin forestier des pentes du Chamossaire sur Ollon.

B: étroit canal de drainage dans la réserve naturelle des Grangettes de Noville.

D: haut-marais (tourbière) de la réserve naturelle des Tenasses aux Pléiades sur Blonay.

Il est fréquent d'observer, flottant sur des eaux stagnantes, par exemple à proximité de tourbières, des films irisés que plus d'un promeneur interprète comme la conséquence d'une pollution aux hydrocarbures (fig. 1). Les milieux dans lesquels il est possible de voir de tels films sont de divers types: des tourbières, un étroit canal aux eaux tranquilles, mais aussi la simple ornière d'un sentier forestier dans laquelle s'accumulent de légers suintements du sol. Plus le temps reste stable, plus ces formations grandissent et leurs couleurs s'intensifient. Les couleurs diffèrent parfois selon les sites. Détruites par un courant soudain, la pluie ou le passage d'un animal, il ne faut souvent que quelques jours pour qu'elles se reforment sur l'eau stagnante.

L'iridescence résulte de la présence de couches de molécules arrangées en nanostructures* très régulières et fines. Les couleurs varient avec l'angle d'observation et celui de la lumière incidente, comme on peut l'observer à la surface d'un CD. On notera (fig. 1, B et C) que les films, lorsqu'ils sont dérangés, se fragmentent de manière angulaire.

Lors d'une excursion à la tourbière du Bois-de-Carre, dans la Vallée de Joux (VD), organisée conjointement dans les années 1990 par les laboratoires d'Écologie végétale et de Microbiologie de l'Université de Neuchâtel, nous avons étudié de telles formations, abondantes dans des gouilles d'eau stagnante en périphérie du haut-marais. Déposés sur une

lame porte-objet et observés sous le microscope, ces films ont l'allure de couches transparentes, dépourvues de biofilms* bactériens continus. En y ajoutant un réactif du fer trivalent Fe(III) (réactif de Perls, à base de ferrocyanure de potassium et d'acide chlorhydrique), nous avons noté la formation d'une couleur bleue typique de la réaction des oxydes ferriques, celle du bleu de Prusse (ferrocyanure ferrique $\text{Fe}_4(\text{Fe}(\text{CN})_6)_3$). Ces films étaient donc riches en oxydes ferriques, formés apparemment par oxydation chimique de Fe^{2+} au contact de l'oxygène de l'air. En tous cas, on pouvait exclure une contamination au pétrole. Nous n'avions alors pas poursuivi cette étude.

Un article récent (JUBB *et al.*, 2018) et l'observation par l'un de nous (D.A.) de tels films iridescents dans divers sites de Suisse romande et du Jura français (AUBORT, 2022) ont relancé notre intérêt pour ces phénomènes et, plus largement, pour le cycle du fer dans les tourbières et, plus généralement, dans les sols hydromorphes*, d'où les réflexions qui suivent. À la fin de cet article, nous avons inséré un lexique qui pourra aider les personnes peu familières de la terminologie très pointue des domaines concernés (microbiologie, géochimie, pédologie). Dans le texte, les astérisques renvoient à ce lexique.

LE FER DANS LE VIVANT

Le fer est un constituant essentiel du vivant. Alternant entre sa forme bivalente et sa forme trivalente:



c'est un élément redox par excellence, qui occupe des fonctions clés dans de nombreuses réactions d'oxydoréduction et, en particulier, dans les chaînes respiratoires. Il est au cœur des groupements prosthétiques* des hémoprotéines (hèmes*) comme l'hémoglobine, la myoglobine, les cytochromes, la catalase, la léghémoglobine (fig. 2). On le trouve aussi

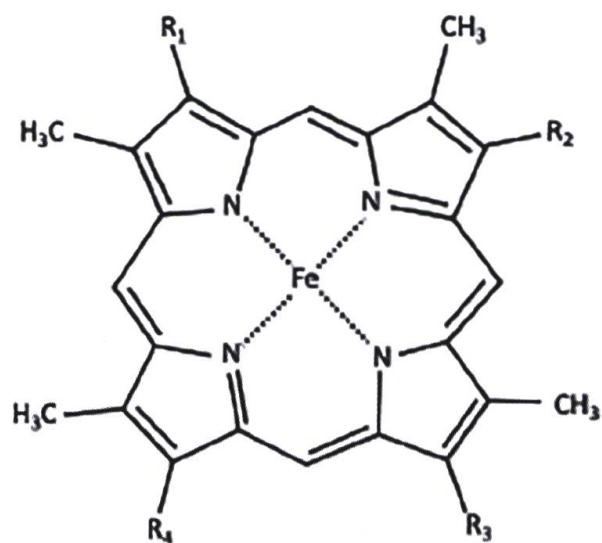


Fig. 2. Noyau hème. R_1 R_2 R_3 R_4 : substituants divers.

dans les noyaux fer-soufre des protéines ferrosulfureuses (fig. 3), telles les ferrédoxines, la NADH-déshydrogénase, la succinate déshydrogénase (au début de la chaîne respiratoire), mais aussi les hydrogénases et la nitrogénase (enzyme clé de la fixation de l'azote N_2 par des bactéries spécialisées).

L'ion Fe^{2+} , soluble, est également le donneur d'électrons des bactéries ferro-oxydantes*, en conditions anoxiques* de bactéries pourpres et vertes (photosynthétiques anoxygéniques*), et en conditions oxydantes de bactéries chimio-lithoautotrophes* (*Gallionella ferruginea*, fig. 4 A et B). Un cas particulier est celui des bactéries du genre *Leptothrix* sp (fig. 4 A et 5), qui forment des chaînes de cellules entourées d'une gaine mucilagineuse. Ces organismes déposent des oxydes de Fe(III) dans leurs gaines. Leur croissance nécessite la présence d'ions Fe^{2+} et d'un milieu riche en matières organiques. Elles possèdent les enzymes nécessaires à l'autotrophie* mais ne dérivent qu'une part mineure de leur carbone de la fixation du CO_2 . On peut donc les considérer comme mixotrophes* (FLEMING *et al.*, 2014; 2018).

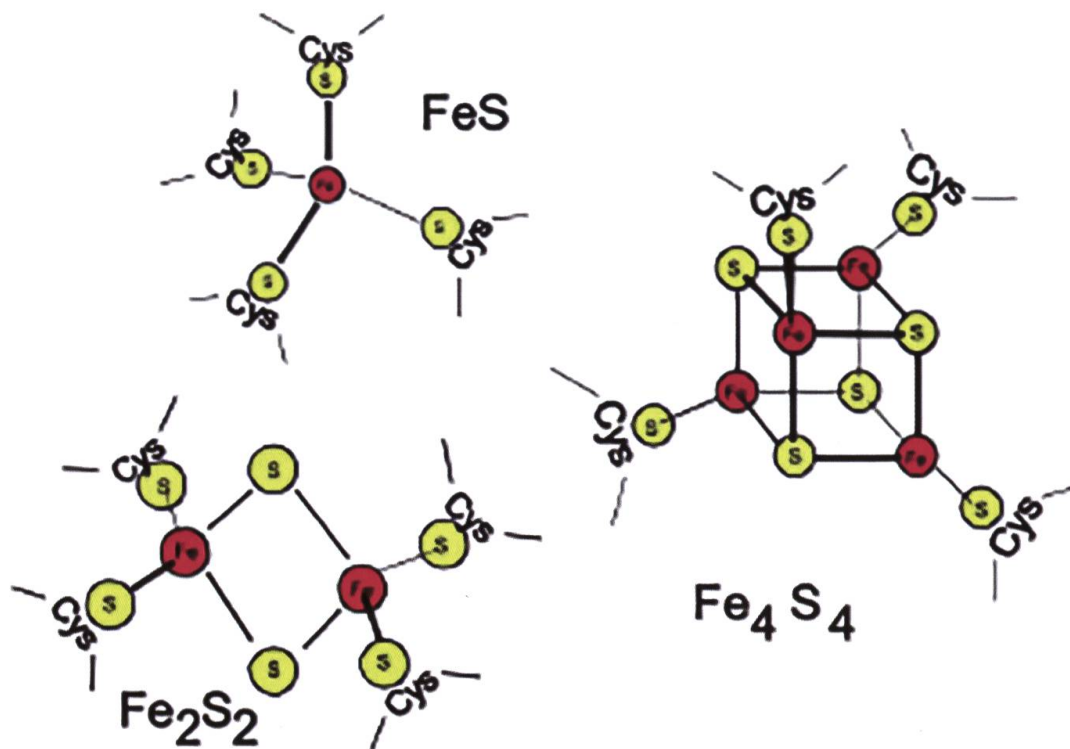


Fig. 3. Types de «clusters» fer-soufre des protéines ferrosulfureuses, liés à quatre unités de cystéine de la protéine liée.

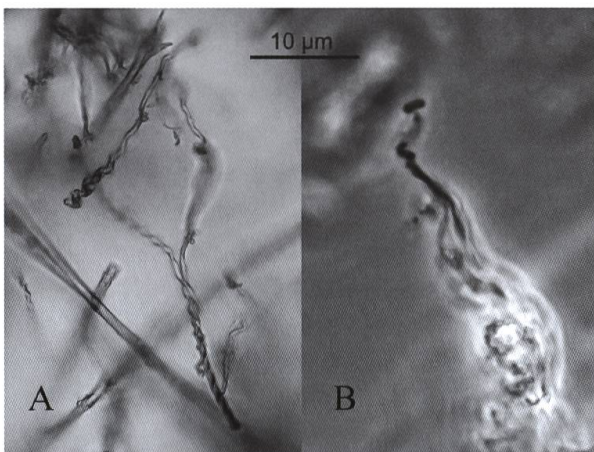


Fig. 4. A: gaines de *Leptothrix* (à gauche) et ruban torsadé de *Gallionella* (à droite). On notera que le ruban est fourchu, la fourche correspondant à la division cellulaire de la bactérie. B: ruban torsadé de *Gallionella*, avec la cellule bactérienne bien visible à l'extrémité. Observations sur le vivant, en microscopie à contraste de phase. Photos M. Aragno.



Fig. 5. Écoulement, suite à une période pluvieuse, au bas de l'ancienne décharge de Vauseyon (Neuchâtel), fermée dans les années 1950. On y observe un développement mucilagineux très abondant où dominent largement des gaines de *Leptothrix*. Photo P.-O. Aragno, prise en 2001.

Sous sa forme oxydée, le fer intervient comme accepteur d'électrons des bactéries ferriréductrices*, des organismes anaérobies stricts (ex. : *Geobacter spp.*) ou facultatifs (ex. : *Shewanella spp.*) qui accomplissent une « respiration fer » (GOBAT *et al.*, 2010, pp. 607-609). Celle-ci se traduit par une réduction des oxydes de Fe(III) en Fe²⁺ soluble.

LE FER DANS LA BIOSPHERE

Dans la biosphère actuelle, au contact de l'oxygène de l'air, l'élément fer se trouve essentiellement à l'état oxydé Fe(III) sous la forme de Fe₂O₃ (hématite ou maghémite), d'oxyhydroxyde FeO(OH) (goethite ou lépidocrocite) ou d'oxyde hydraté (ferrihydrite, Fe₂O₃.nH₂O). Selon les conditions, on peut également rencontrer des minéraux à base de Fe(II), comme la pyrite FeS₂ ou la sidérite FeCO₃. On trouve aussi des minéraux hybrides contenant les deux niveaux d'oxydation du fer, telles la magnétite Fe₃O₄ ou la greigite Fe₃S₄.

En conditions anoxiques*, en revanche, on peut rencontrer des concentrations relativement élevées de Fe²⁺ soluble, limitées toutefois par la présence possible d'hydrogène sulfuré H₂S résultant de la sulfatoréduction* bactérienne. En effet, les deux composés réagissent pour former de la pyrrhotine FeS, peu soluble. À la périphérie de certaines tourbières, comme celle des Ponts-de-Martel (NE), existent parfois des sources sulfureuses, dont la présence s'explique probablement par une dominance du sulfure sur le fer lors de leur formation, alors que c'est l'inverse dans les sources ferrugineuses que l'on observe à quelque distance, toujours dépourvues de H₂S (ARAGNO, 1992).

Dans la biosphère primitive (avant env. -2,5 milliards d'années (Ga) [ARAGNO & MULHAUSER, 2023]), l'atmosphère était anoxique* et réductrice et la majorité du fer disponible l'était sous la forme de Fe²⁺ dissous dans les océans. Suite à l'apparition de la

photosynthèse oxygénique des cyanobactéries (entre -3,0 et -2,6 Ga), libérant de l'oxygène moléculaire O₂, l'oxydation du Fe²⁺ en Fe(III) s'est produite, dans les eaux tout d'abord, avant que l'oxygène ne s'échappe dans l'atmosphère (Grand événement oxydatif, *Great oxidation event*, GOE), entre -2,4 et -2,0 Ga. Cette oxydation a donné naissance à d'importants dépôts d'oxydes ferriques (formations de fer rubané, *Banded Iron Formations*, BIFs). On observe toutefois des BIFs avant -3,0 Ga, dues probablement, en tout ou partie, à l'activité ferro-oxydante* des bactéries photosynthétiques* ferrugineuses anoxygéniques*.

MOBILISATION DU FER

Au-dessous de pH = 4,0, la solubilité de l'ion Fe³⁺ est relativement élevée. En milieu neutre, en revanche, les oxydes ferriques sont extrêmement peu solubles : en présence d'hématite, la concentration de Fe³⁺ est de l'ordre de 10⁻¹⁸ M à pH = 7,0 ! Dans ces conditions, la mobilisation du fer est une étape critique de l'alimentation minérale, aussi bien pour les plantes que pour les micro-organismes. Elle intervient par chélation* avec différents types de molécules :

- des acides humiques* à faible masse moléculaire, résultants des processus d'humification* ;
- des métabolites, par ex. l'acide citrique, sécrété par des racines ou des champignons ;
- des sidérophores, composés de structures diverses, sécrétés spécifiquement à cette fin par des groupes d'organismes qui s'assurent ainsi d'une quasi-exclusivité dans la nutrition en fer (GOBAT *et al.*, 2010, p. 604).

L'interaction avec les oxydes ferriques se fait, soit par contact direct des cellules avec les surfaces cristallines, comme chez les bactéries ferriréductrices* obligatoires du genre *Geobacter*, soit par l'intermédiaire de « navettes » réductrices (ex. : *Shewanella*) ou de sidérophores. De ce fait, la mobilisation

est d'autant plus rapide si les oxydes ferriques sont microcristallins, comme dans la γ -hématite, ou maghémite (Fe_2O_3), et dans la lépidocrocite ($\text{FeO}(\text{OH})$) où une importante surface spécifique est exposée à la phase liquide.

LE FER DANS UNE TOURBIÈRE

Comment du fer parvient-il dans la tourbière, de manière à former en fin de compte les films iridescents qui nous occupent ? Le fer est le seul parmi les bio-éléments principaux (C, H, O, N, S, P, Fe) à ne posséder aucun composé volatil. Dans un écosystème comme une tourbière de type haut-marais*, il tend donc à s'accumuler, la seule exportation étant le fait des écoulements hydriques (BOUYER, 1999 ; BOUYER & POUCHON, 1980). Son origine peut être le substrat minéral de la tourbière, mais les échanges avec la tourbe sus-jacente sont probablement très limités, vu la bioturbation quasi nulle à ce niveau. Les apports en fer se font donc principalement par la surface, essentiellement par voie éolienne (BOUYER, 1999). Un rôle important pourrait être joué par les poussières du Sahara, riches en oxydes ferriques qui leur confèrent leur couleur rouge, mais aussi par les précipitations de différentes provenances. Ces particules sont alors lessivées au travers de la couche supérieure oxique de la tourbe, l'acrotelm, pour atteindre sa couche anoxique*, le catotelm.

Dans ce dernier, plusieurs phénomènes favorisent et entraînent la mobilisation du fer à partir des oxydes ferriques, en particulier :

- au pH acide (souvent <5 au centre du haut-marais) de l'eau interstitielle, la solubilité de l'ion Fe^{3+} augmente ;
- l'humification* entraîne l'accumulation d'acides humiques* à faible masse moléculaire capables de former des chélates* avec le Fer(III) ;

– la ferriréduction*, par l'intermédiaire possible :

- o des ferriréducteurs obligatoirement anaérobies, à l'exemple des *Geobacter spp.*, qui agissent au contact direct des minéraux ferriques ;
- o des ferriréducteurs anaérobies facultatifs, à l'exemple des *Shewanella spp.*, qui sécrètent dans leur environnement des « navettes redox » (hydroquinones, mélanines) qui vont réduire le fer au contact des minéraux, avant d'être réabsorbés plus ou moins efficacement par les cellules de la bactérie, où ils vont servir d'accepteurs respiratoires d'électrons ;
- o des Archées méthanogènes, dont il a été démontré que certaines sont à même de réduire parallèlement $\text{Fe}(\text{III})$ et CO_2 en tant que puits à électrons (METJE & FRENZEL, 2007 ; REICHE *et al.*, 2008).

Dans tous les cas, des ions Fe^{2+} , stables en conditions d'anoxie*, sont libérés.

Deux types de formes solubles du fer peuvent donc coexister dans les eaux de tourbière : les ions Fe^{2+} libres et les chélates* du Fe^{3+} .

Lorsque ces eaux reviennent au contact de l'oxygène et, si la concentration d'oxygène est faible, des bactéries ferro-oxydantes* de l'espèce *Gallionella ferruginea* auront une action prépondérante dans l'oxydation de Fe^{2+} . En effet, leur affinité pour le fer est bien plus élevée que celle de l'oxydation chimique directe. En revanche, lorsque la concentration d'oxygène est élevée, l'affinité joue un rôle mineur et l'oxydation chimique est plus rapide. C'est la raison pour laquelle on considère souvent *Gallionella* comme une bactérie microaérophile*.

En ce qui concerne les chélates* de Fe^{3+} , il est possible que des bactéries du type

de *Leptothrix* exercent une action significative sur leur minéralisation. Leur développement a été observé principalement dans des milieux riches en matière organique (fig. 5); la présence de Fe^{2+} leur est toutefois indispensable, et elles l'oxydent en Fe^{3+} . Chez *Gallionella* comme chez *Leptothrix*, les mucilages sécrétés dans les rubans torsadés des premières comme dans les gaines entourant les chaînes de cellules des seconds catalysent la précipitation des (hydr)oxydes* ferriques, ce qui abaisse la concentration du Fe^{3+} au contact des cellules, abaissant de ce fait le potentiel redox réel de la réaction d'oxydoréduction.

Les films ferriques peuvent donc résulter de l'oxydation chimique, au contact de l'oxygène de l'air, du Fe^{2+} produit en conditions d'anoxie*, mais aussi de la libération d'ions Fe^{3+} par la dégradation microbienne des ligands* organiques des chélates* du Fe^{3+} . La nature des films d'(hydr)oxydes ferriques se formant à la surface des eaux stagnantes a fait l'objet d'une étude géochimique détaillée récente (JUBB *et al.*, 2018). Elle confirme la large dominance d'(hydr)oxydes ferriques dans ces films, tout en signalant la présence simultanée de magnétite Fe_3O_4 . À ce titre, nous n'avons jamais noté de réactions à un aimant à la surface des films que nous avons observés.

JUBB *et al.* (2018) ont également noté que les films étaient étroitement associés à des exopolymères* complexes, comprenant des polysaccharides et des chaînes protéiques. Cette découverte est particulièrement intéressante: en effet il a été démontré que des exopolysaccharides catalysent, et donc accélèrent, la précipitation de l'ion Fe^{3+} en (hydr)oxydes ferriques (FORTIN & LANGLEY, 2005). En revanche, aucune observation ne permet de connaître l'origine de ces films ferrugineux, qui pourraient provenir de l'oxydation de Fe^{2+} , de la précipitation du Fe^{3+} issu de la dégradation des chélates*, ou d'une combinaison des deux phénomènes.

CONCLUSION

Les films irisés sont ainsi essentiellement constitués d'oxydes ferriques, imprégnés d'exopolymères. Le fer joue donc un rôle important dans les écosystèmes des milieux hydromorphes* anoxiques*, et en particulier dans la tourbière de type haut-marais*. Il tire son origine en majeure partie d'un apport éolien (poussières du Sahara, en particulier) et est transporté par l'eau de gravité dans le catotelm anoxique. L'acidité de ce milieu, son manque d'oxygène et sa richesse en composants humiques favorisent la réduction des oxydes ferriques en ions ferreux, ainsi que la chélation* du Fe(III) par des ligands* organiques, comme les acides humiques*. Les eaux issues de la tourbière sont ainsi riches en fer solubilisé, transporté à sa périphérie. Au contact direct de l'oxygène à l'interface air-eau, il est certain que l'oxydation chimique est prédominante dans la formation des films irisés, ce que confirme l'absence de biofilms* bactériens à leur niveau. Mais, en amont de ce phénomène, signalons la présence probable de micro-organismes ferriréducteurs* et d'autres responsables de l'humification* de la tourbe ou de la formation des exopolymères observés dans les films irisés. Ceux-ci résultent donc de l'activité de l'entière biocénose de la tourbière.

LEXIQUE

Anoxie: absence d'oxygène.

Autotrophe: qualifie un organisme capable de dériver la totalité de ses constituants carbonés du seul CO_2 (HCO_3^-).

Biofilm: couche compacte de cellules, généralement bactériennes, de peu d'épaisseur, se développant sur des surfaces solides ou liquides.

Chélation: formation d'un complexe (le **chélate**) entre une molécule organique (le **ligand**) et un ion métallique.

Chimiolithoautotrophe : qualifie un organisme autotrophe tirant l'énergie nécessaire, non pas de la lumière, mais de la réaction exergonique (génératrice d'énergie) d'oxydo-réduction entre donneurs et accepteurs inorganiques d'électrons.

Exopolymère : macromolécule (polysaccharide, peptide) sécrétée par un micro-organisme dans son environnement (EPS, pour *exopolymeric substance*).

Ferri-réductrices (bactéries) : bactéries utilisant le Fer(III) comme accepteur d'électrons respiratoires. Le produit est l'ion Fe^{2+} , soluble.

Ferro-oxydantes (bactéries) : bactéries photo- ou chimiolithoautotrophes* utilisant l'oxydation du Fe^{2+} comme source d'électrons de la photosynthèse dans le premier cas, ou respiratoires dans le second, l'accepteur étant alors l'oxygène. Elles forment des (hydr)oxydes ferriques extracellulaires.

Haut-marais : type de tourbière dans laquelle l'essentiel de l'eau contenue dans la tourbe provient des précipitations.

Humification : processus biochimique de néosynthèse de substances organiques par augmentation de la taille de certaines macromolécules.

Humiques (acides) : composés complexes résultant du processus d'humification, comportant un noyau aromatique dérivant de la polymérisation des produits de la dégradation des composés aromatiques végétaux (lignine, subérine) et portant des chaînes latérales de nature aliphatique ou polypeptidique.

Hydromorphe : se dit d'un sol saturé d'eau, ce qui mène tôt ou tard à son anoxie*.

(Hydr)oxydes ferriques : nous avons choisi cette formulation lorsque la nature précise du dérivé ferrique ($Fe(OH)_3$, $FeO(OH)$, Fe_2O_3 , Ferrihydrite) n'est pas spécifiée.

Ligand : voir **chélation**.

Microaérophile : se dit d'un organisme utilisant l'oxygène comme accepteur d'électrons respiratoires, mais dont l'optimum se situe à des concentrations inférieures à la saturation d'oxygène dans l'air.

Mixotrophe : se dit d'un organisme tirant une partie seulement de son carbone cellulaire du CO_2 (HCO_3^-), le reste étant dérivé d'aliments organiques.

Photosynthèse anoxygénique : type de photosynthèse, exclusive au monde bactérien, dans laquelle l'eau n'est pas le donneur d'électrons, comme chez les végétaux, mais Fe^{2+} , H_2S ou le soufre élémentaire. Elle n'est donc pas accompagnée de la production d' O_2 .

Prosthétique : qualifie un groupement chimique de nature non protéique et de faible poids moléculaire, lié de manière permanente à une enzyme, dont il représente le cœur de l'activité.

Sulfatoréduction : type de respiration anaérobie, dans lequel le sulfate est l'accepteur final des électrons de la chaîne respiratoire.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le prof. J.-M. Gobat pour sa lecture attentive du manuscrit et ses précieuses suggestions.

BIBLIOGRAPHIE

- ARAGNO, M. 1992. La source sulfureuse de la vallée des Ponts – aspects microbiologiques. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 115 : 97-100.
- ARAGNO, M. & MULHAUSER, B. 2022. What types of organisms left their signature in the microbialites of North Pole Dome (Australia), 3.48 Ga ago? *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 142 : 5-29.
- AUBORT, D. 2022. Les flaques se muent en œuvre d'art. *Terre&Nature* 42 : 8.
- BOUYER, Y. 1999. Dynamisme du fer depuis les marais et tourbes de la vallée des Ponts de Martel jusqu'à la source de la Noiraigue. I. Mobilisation et immobilisation du fer dans la pédosphère de la vallée des Ponts. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 122 : 113-143.
- BOUYER, Y., & POCHON, M. 1980. La migration du fer en milieu marécageux dans le Haut-Jura et dans le plateau molassique suisse. *Bull. Soc. suisse Pédol.* 4 : 42-48.
- FLEMING, E. J., COTINIC, I., CHAN, C. S., KING, D. W., EMERSON, D. 2014. Ecological succession among iron-oxidizing bacteria. *ISME J.* 8 : 804-815.
- FLEMING, E. J., WOYKE, T., DONATELLO, R. A., KUYPERS, M. M. M., SCZYRBA, A., LITTMANN, S., EMERSON, D. 2018. Insights in the fundamental physiology of the uncultured Fe-oxidizing bacterium *Leptothrix ochracea*. *Appl. Envir. Microbiol.* 84 : e02239-17.
- FORTIN, D. & LANGLEY, S. 2005. Formation and occurrence of biogenic iron-rich materials. *Earth Sci. Rev.* 72 : 1-19.
- GOBAT, J. M., ARAGNO, M., MATTHEY, W. 2010. *Le sol vivant. Bases de pédologie – biologie des sols. 3^e édition. Presses polytechniques et universitaires romandes. Lausanne.*
- JUBB, A. M., ESKELSEN, J. R., XIANGPING, Y., ZHENG, J., PHILBEN, M. J., PIERCE, E. M., GRAHAM, D. E., WULLSCHLEGER, S. D., GU, B. 2018. Characterization of iron oxide nanoparticle films at the air-water interface in arctic tundra waters. *Sci. Total Environ.* 633 : 1460-1468.
- METJE, M. & FRENZEL, P. 2007. Methanogenesis and methanogenic pathways in a peat from subarctic permafrost. *Envir. Microbiol.* 9 : 954-964.
- REICHE, M., TORBURG, G., KÜSEL, K. 2008. Competition of Fe(III) reduction and methanogenesis in an acidic fen. *FEMS Microbiol Ecol.* 65 : 88-101.

