

## 1- Notion de métabolisme

La maintenance de l'intégrité cellulaire, la croissance et la reproduction des organismes vivants, impliquent la synthèse de matériel cellulaire qui dépend des substances nutritives pénétrant à l'intérieur des cellules et y subissant une série de modifications chimiques. La somme de ces modifications constitue le métabolisme.

Le **métabolisme** d'une cellule englobe les réactions de dégradation (catabolisme) et de l'élaboration (anabolisme) des macromolécules.

Le **catabolisme** est une succession de réactions chimiques qui aboutissent à la dégradation des composés organiques ou inorganiques absorbés par les organismes en petites molécules qui libère de l'énergie. À l'opposé, l'**anabolisme** correspond à l'assimilation ou biosynthèse, nécessitant un apport énergétique suffisant pour synthétiser de molécules complexes à partir de métabolites simples provenant de la dégradation.

La biosynthèse est réalisée soit par **autotrophie**, c'est-à-dire à partir d'**éléments inorganiques** comme le CO<sub>2</sub>, soit par **hétérotrophie**, c'est-à-dire à partir de **molécules organiques** réduites.

L'énergie provient de la lumière, cas des bactéries **phototrophes** ou **photosynthétiques**.

Les procaryotes sont dits autotrophes ou hétérotrophes. Cependant, certains procaryotes dits **mixotrophes**, peuvent utiliser des sources de carbone par autotrophie ou hétérotrophie selon les conditions de l'environnement.

Pour certains microorganismes, une seule source de carbone couvre tous les besoins carbonés nécessaires aux biosynthèses ; ils sont qualifiés de **prototrophes**. D'autres nécessitent, en plus de la source principale de carbone, des composés organiques qu'ils ne peuvent pas synthétiser tels que des acides aminés, des vitamines, etc. Ils sont qualifiés d'**auxotrophes** (voir section nutrition).

Toutes les réactions biochimiques sont catalysées par des **enzymes** qui diminuent l'énergie d'activation et accélère la vitesse de la réaction.

Les enzymes sont constituées d'une partie protéique (dans quelques cas des ARN) spécifique appelées **apoenzyme** et d'un **composé minéral** (ion métallique ; fer, manganèse, magnésium, cuivre, etc.) ou **organique** (NAD, NADP, FAD, etc.) appelé **cofacteur**.

L'apoenzyme est lié au cofacteur de manière permanente par des liaisons covalentes (Ex : l'hème des cytochromes) ; c'est le groupement **prosthétique**. Lorsque le cofacteur est faiblement attaché à l'apoenzyme, il peut se détacher de l'enzyme après formation des produits et transporter un des produits à une enzyme, ce cofacteur est appelé **coenzyme**.

Le coenzyme le plus rencontré est la **nicotinamide adénine dinucléotide (NAD)**, il est facilement dissociable de l'enzyme et joue un rôle dans le transfert des électrons (**tableau 1**).

Tableau 1 : Principaux coenzymes.

Nom du coenzyme	Abréviations	Vitamines	Groupements transférés
Nicotinamide adénine dinucléotide	NAD	Vitamine PP (nicotinamide)	H
Nicotinamide adénine dinucléotide phosphate	NADP	Vitamine PP	H
Flavine mononucléotide	FMN	(Riboflavine)	H
Flavine adénine dinucléotide	FAD	Riboflavine	H
Adénine triphosphate	ATP	Acide lipoïque	P et AMP
Coenzyme	CoA	Acide panthotéique	Acyl et acétate
Thiamine pyrophosphate	TPP	Thiamine	Groupement en C1

## 2- Métabolisme énergétique

### 2-1- Principes généraux

La production métabolique de l'énergie fait intervenir des réactions d'oxydoréduction entre donneurs et accepteurs d'électrons au cours de la respiration, la fermentation ou la photosynthèse. Cette énergie est habituellement conservée sous forme de liaisons phosphates riches en énergie, principalement sous forme **d'adénosine triphosphate (ATP)**.

La synthèse de l'ATP est une réaction **endergonique** ( $\Delta G_p' : + 44 \text{ kJ.mol}^{-1}$ ) qui nécessite l'apport d'énergie issu du catabolisme.



Alors que l'énergie libérée au cours de l'hydrolyse de l'ATP en ADP est  $\Delta G_p^0$ , est de  $- 32 \text{ kJ.mol}^{-1}$ .

D'autres molécules riches en énergie peuvent être également utilisées telles que le **phosphoénolpyruvate (PEP)**, l'**acétyl-phosphate**, l'**acétyl-CoA**.

Trois groupes trophiques sont associés à cette production d'énergie. Si la source d'énergie est une **molécule organique réduite** dont l'oxydation libère des électrons qui seront donnés à un accepteur (**organique ou inorganique**), on parle de **chimio-organotrophe**. Ces derniers produisent de l'énergie par respiration (aérobie ou anaérobie), ou encore par fermentation. Si la source d'énergie est un **substrat inorganique réduit** dont l'oxydation fournit des électrons qui seront donnés à un accepteur terminal, on parle de **chimio-lithotrophie**.

Les chimiolithotrophes produisent de l'énergie par respiration aérobie ou anaérobie. L'énergie peut provenir de la lumière, il s'agit de **phototrophie**, processus au cours duquel un flux d'électrons est généré par l'absorption de photons par des photorécepteurs.

Généralement, une même molécule réduite organique ou inorganique va être utilisée comme source d'énergie et d'électrons.

On peut définir 5 groupes trophiques selon les sources d'énergie, d'électrons et de carbone utilisées : les hétérotrophes chimio-organotrophes (**chimio-organo-hétérotrophes**), les hétérotrophes chimio-lithotrophes (**chimio-litho-hétérotrophes**), les hétérotrophes photo-organotrophes (**photo-organo-hétérotrophes**), les autotrophes chimio-lithotrophes (**chimio-litho-autotrophes**), les autotrophes photo-lithotrophes (**photo-litho-autotrophes**) (voir cours précédents).

## 2-2- Pénétration des substances

Dans la cellule bactérienne, les enzymes de la chaîne respiratoire sont localisées au niveau de la membrane cytoplasmique (déshydrogénases, cytochromes, flavoprotéine, cytochrome oxydase). Les autres sont localisées au niveau du cytoplasme.

L'assimilation des aliments par les bactéries ne peut avoir lieu que s'ils pénètrent à l'intérieur de la cellule. Leurs poids moléculaires étant élevés, doivent être fragmentés par des **enzymes hydrolytiques** excrétées par les bactéries dans le milieu extérieur.

- a) les enzymes actives sur les protéines (protéinases) et les peptides (peptidases) ;
- b) les glucidases actives sur les holosides et hétérosides (glucosidases), sur l'amidon (amylase), la cellulose (cellulase), les pectines (pectinases), le glycogène (glycogénase), les polysaccharides complexes (hyaluronidase sur l'acide hyaluronique) ;
- c) les nucléases actives sur les acides nucléiques ;
- d) les amidases actives sur l'urée (uréase), l'acide hippurique (hippuricase) ;
- e) les estérases actives sur les triglycérides (lipases) ou les lécithines (lécithinases ou phospholipases).

Les nutriments doivent traverser le peptidoglycane (par diffusion ou sur des récepteurs) et franchir la membrane cytoplasmique chez les bactéries à Gram positif ; la membrane externe (par les porines), le peptidoglycane (par diffusion ou sur des récepteurs) et la membrane plasmique chez les bactéries à Gram négatif.

Pour ce faire, les bactéries ont développé des systèmes de transport actif, car la diffusion passive ne pourrait s'opérer que trop lentement pour satisfaire aux besoins du métabolisme bactérien. Ces moyens de transport actif sont :

- a) des protéines membranaires servant de récepteurs spécifiques pour les divers substrats ;
- b) des enzymes assurant l'apport énergétique nécessaire au transfert transmembranaire. Ce dernier système porte le nom de **perméase**.

## 2-3- Respirations chez les microorganismes

Le métabolisme est plus diversifié chez les microorganismes procaryotes que chez les microorganismes eucaryotes :

- la source d'énergie (donneurs d'électrons) est obligatoirement organique pour les microorganismes eucaryotes alors que chez les procaryotes, elle peut être **organique** ou **inorganique** (chimio-organotrophes ou chimiolithotrophes).
- l'accepteur terminal d'électrons est en général le dioxygène (O<sub>2</sub>) chez les eucaryotes alors que chez les procaryotes il y a une diversité d'accepteurs terminal d'électrons en plus de l'O<sub>2</sub>, tels que le nitrate, le sulfate, le fer..., définissant ainsi la diversité des respirations anaérobies.
- la composition des chaînes respiratoires est très diversifiée chez les procaryotes alors qu'elle est constante chez les eucaryotes.

### 2-3-1- Respiration aérobie chez les microorganismes chimio-organotrophes

Chez les microorganismes chimio-organotrophes, les électrons proviennent de l'oxydation de molécules organiques et sont transférés à l'O<sub>2</sub> par une chaîne de transporteurs intermédiaires (**chaîne respiratoire**). Cette propriété est largement répandue dans le monde vivant. Au cours de ce transfert, l'énergie est conservée sous forme d'**ATP** produite par **phosphorylation oxydative**.

#### 2-3-1-1- Oxydation des glucides

La plupart des glucides peuvent être transformés en glucose par les microorganismes chimio-organotrophes. Ces derniers utilisent plusieurs voies métaboliques pour dégrader le glucose et d'autres sucres dont les plus importants sont : la voie **d'Embden-Meyerhof** connue sous le nom de la **glycolyse**, la voie des **pentoses phosphates** (**hexoses monophosphate** ou voie de **Warburg-Dickens-Horecker**) et la voie d'**Entner-Doudoroff** (**2-céto-3-desoxy-6-phosphogluconate, CDPG**).

Ces trois voies permettent aux procaryotes de convertir, **en aérobiose** ou en **anaérobiose**, les sucres en **pyruvate** et en métabolites intermédiaires. Cependant, elles diffèrent par le **nombre d'ATP** et la **quantité et le type de cofacteurs réduits produits**.

Le choix de l'utilisation de ces voies dépend du bagage enzymatique du microorganisme.

#### Voie d'Embden-Meyerhof (ou glycolyse ou d'Embden-Meyerhof-Parnas)

Elle existe chez la plupart des organismes vivants. Localisée dans le cytoplasme, elle conduit à la conversion d'un sucre à **6 carbones** (glucose ou autres hexoses) en **2 molécules de**

**pyruvate** avec formation d'ATP par phosphorylation au niveau du substrat et de coenzymes réduits (**figure 1**). Au cours de cette voie, il y'a :

- **Activation de l'hexose** : le glucose est activé en glucose-6-phosphate, puis en fructose-6-diphosphate en passant par le fructose 6-phosphate
- **Clivage de l'hexose** : fructose 1-6- diphosphate est scindé par une **aldolase** en 2 composés, le dihydroxy-acétone phosphate et le 3 phosphoglycéraldéhyde. La réaction d'isomérisation se fait par une **triose phosphate isomérase** qui déplace l'équilibre vers le 3 phosphoglycéraldéhyde (ou glycéraldéhyde 3 phosphate, 3PGA)
- **Oxydation du triose phosphate** : catalysée par une **déshydrogénase** en présence de phosphate et de  $\text{NAD}^+$ . Elle est suivie d'une phosphorylation, le  $\text{NAD}^+$  est réduit en  $\text{NADH, H}^+$
- **Formation du pyruvate** et de **2 molécules d'ATP**. Cette production d'ATP dans le cytoplasme couplée à la rupture d'une molécule de substrat riche en énergie est dite **phosphorylation au niveau du substrat**.

Le catabolisme du glucose en pyruvate peut être représenté par l'équation simple :

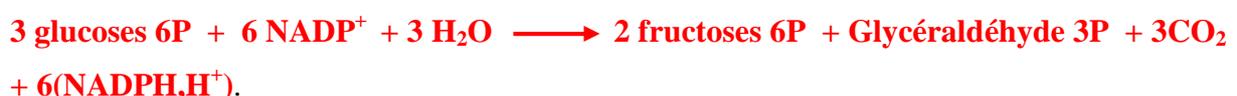


#### **Voie des pentoses phosphates (ou hexoses monophosphate ou voie de Warburg-Dickens-Horecker)**

La voie des pentoses phosphates ou voie des hexoses monophosphate est utilisée par certaines bactéries en même temps que la glycolyse. Elle est utilisée pour la production d'énergie et pour les réactions de biosynthèse (anabolisme).

Elle commence par l'oxydation du glucose 6 phosphate en 6 phosphogluconate et se poursuit par l'oxydation de ce dernier produit en un pentose, le ribulose 5-phosphate et en  $\text{CO}_2$  (**figure 2**). Le ribulose 5-phosphate est alors converti en un mélange de sucres phosphate à 3 et 7 carbones (3C et 7C). 2 enzymes clés interviennent dans cette voie : la **transcétolase** qui catalyse le transfert d'unités à 2 carbones d'une cétose et la **transaldolase** transfère un groupe de 3 carbones du sédoheptulose 7-phosphate au glycéraldéhyde 3-phosphate.

Bilan : il y'a conversion de 3 glucoses 6 phosphate en 2 fructoses 6 phosphate, un glycéraldéhyde 3 phosphate et 3 molécules de  $\text{CO}_2$  comme le montre l'équation suivante:



Le **fructose 6 phosphate** est reconverti en **glucose 6 phosphate** et le **glycéraldéhyde 3 phosphate** en **pyruvate** par les enzymes de la **glycolyse**.

Le glycéraldéhyde 3 phosphate peut retourner dans la voie des pentoses phosphate par la formation du glucose 6 phosphate.

Pour le bilan en ATP, il y a consommation de 3 molécules d'ATP pour phosphoryler 3 molécules de glucose (**3 glucose + 3 ATP  $\longrightarrow$  3 glucose 6P + 3 ADP**) mais la production uniquement de **2 molécules d'ATP** pour transformer le 3-glycéraldéhyde en pyruvate par la glycolyse.

Cette voie est importante pour la bactérie et a pour rôle de :

- fournir le **NADPH,H<sup>+</sup>** qui servira de sources d'électrons pour la réduction de molécules au cours de la biosynthèse ;
- fournir des sucres à 4 et 5 carbones utilisés dans la biosynthèse de composés tels que les acides aminés, la vitamine B6. Le ribose 5-phosphate essentiel pour la synthèse des acides nucléiques.

Remarque : Le glucose 6 phosphate provient de la phosphorylation du glucose (consommation d'une molécule d'ATP/glucose).

#### Voie d'Entner-Doudoroff

Cette voie est la moins représentée chez les procaryotes. Elle est impliquée dans les fermentations alcoolique et hétérolactique.

Formation du glucose 6-phosphate par phosphorylation du glucose pour être transformé ensuite en 6-phosphogluconate (**figure 3**). Le dernier produit est ensuite déshydraté pour former le 2-céto-désoxy-6 phosphogluconate. Ce dernier est clivé par une **céto-désoxy-phosphogluconate aldolase** en pyruvate et glycéraldéhyde 3-phosphate (3 PGA) ; Le 3 PGA est transformé en pyruvate.

Bilan énergétique est donc **1 ATP, 1 NADPH,H<sup>+</sup> et 1 NADH,H<sup>+</sup>** par une molécule de glucose dégradé en 2 molécules de pyruvate.

#### Catabolisme des disaccharides

Ils sont dégradés par des enzymes spécifiques, ex.  **$\beta$ -galactosidase** pour le lactose ; la **maltase** pour le maltose et l'**invertase** pour le saccharose. Le fructose provenant du saccharose est transformé par phosphorylation en fructose phosphate qui joint la glycolyse. Le galactose provenant du lactose sera épimérisé en glucose.

### Catabolisme des polysaccharides

Les microorganismes se sont spécialisés dans la dégradation des polysaccharides comme l'amidon et la cellulose.

- l'amidon est dégradé par l'**amylase** ; enzyme extracellulaire qui peut être  $\alpha$ -amylase (scinde la molécule dans n'importe quel point (endoamylase) au niveau des liaisons  $\alpha$ - (1-4), une  $\beta$ -amylase (coupe à partir de son extrémité ; exoamylase) ou une  $\gamma$ -amylase (attaque les liaisons  $\alpha$ - (1-4) ou  $\alpha$ - (1-6).

### Cycle des acides tricarboxyliques (cycle de Krebs)

Le cycle de Krebs existe chez les organismes supérieurs et quelques microorganismes (**figure 4**). Beaucoup d'énergie est libérée lorsque le **pyruvate** est dégradé en **CO<sub>2</sub>** en **présence d'O<sub>2</sub>**. Chez les microorganismes procaryotes, la glycolyse et le cycle de Krebs se déroulent dans le cytoplasme alors que chez les eucaryotes, la glycolyse a lieu dans le cytoplasme et le cycle de Krebs dans la matrice de la mitochondrie, organite absent chez les bactéries.

Le pyruvate est d'abord oxydé par une **pyruvate déshydrogénase** pour former le CO<sub>2</sub> et l'acétyl CoA, une molécule riche en énergie constituée du CoA et d'acide acétique. L'acétyl CoA produit de la dégradation des lipides, des glucides et des acides aminés.

- Formation du citrate : l'acétyl CoA se condense à l'oxaloacétate (qui provient du pyruvate par carboxylation) par une **lyase**.

- Formation de  $\alpha$ -cétoglutarate : le citrate est transformé en cis-aconitate puis en isocitrate par une **aconitase**. Ce dernier subit une décarboxylation en  $\alpha$ -cétoglutarate par une **oxalosuccinate décarboxylase**.

- Formation du succinate à partir de  $\alpha$ -cétoglutarate qui est d'abord transformé en succinyl CoA par décarboxylation par une **cétoglutarate déshydrogénase** puis en succinate par désacylation grâce à une **succinate thiokinase**.

- Formation de l'oxaloacétate par une série de réactions d'oxydo-réduction. Le succinate est oxydé en fumarate par une **succinate déshydrogénase**, puis hydraté en malate par une **fumarase**. Le malate est de nouveau oxydé en oxaloacétate par une **malate déshydrogénase**.

Résultats : pour **un cycle, une molécule d'acétyl-CoA donne 2 molécules de CO<sub>2</sub> et 8 H<sup>+</sup> sous forme de 2 molécules de NADH,H<sup>+</sup>, 1 NADPH,H<sup>+</sup> et 1 FADH<sub>2</sub>.**

L'**oxydation totale** d'une molécule de glucose par la voie de la glycolyse et le cycle de Krebs produit **6 molécules de CO<sub>2</sub>, 4 ATP, 8 NADH, H<sup>+</sup>, 2 NADPH, H<sup>+</sup> et 2 FADH<sub>2</sub>.**

### 2-3-1-2- Oxydation des lipides

Les lipides peuvent être dégradés par des **lipases** en **acides gras** et en **glycérol** présents chez certaines bactéries comme *Clostridium*, *Bacillus*, par quelques levures et moisissures.

Le glycérol rejoint la glycolyse et les acides gras sont oxydés par la  **$\beta$ -oxydation** (figure 5). L'acide gras est estérifié en acyl-CoA par le coenzyme A. l'acyl-CoA est ensuite oxydé en position  $\beta$  en 3 étapes (2 déshydrogénations et 1 hydratation). Une nouvelle estérification libère un acétyl-CoA et un acyl-CoA qui a perdu 2 atomes de carbone. Ainsi un nouvel cycle de  $\beta$ -oxydation débute.

Les acétyl-CoA sont métabolisés par le cycle de Krebs.

### 2-3-1-3- Oxydation des protéines

Les protéines sont dégradées par des **protéases** extracellulaires (ou **protéinases** extracellulaires) et des **peptidases** donnant des oligopeptides et surtout des acides aminés. Les **exopeptidases** hydrolysent les protéines en allant de l'extrémité C-terminale ou N-terminale et les **endopeptidases** qui coupent les liaisons situées à l'intérieure de la chaîne peptidique. Les acides aminés et les oligopeptides issus de cette action sont absorbés. Les derniers sont hydrolysés en acides aminés par des **peptidases intracellulaires**.

Les acides aminés sont soit intégrés à la biosynthèse des protéines bactériennes, soit métabolisés selon les 2 principales voies :

- **Désamination oxydative**: conduit à la production d'un acide organique (métabolites intermédiaires) et de l'ammoniac ( $\text{NH}_3$ ) (**tableau 2**). Les métabolites intermédiaires sont ensuite oxydés via le cycle de Krebs.
- **Décarboxylation** : qui constitue la seconde voie majeure de dégradation des acides aminés. Les métabolites obtenus sont souvent des amines volatiles responsables des odeurs nauséabondes et des putréfactions.

Tableau 2: Acides organiques issus de la désamination des acides aminés

Acides aminés	Métabolites intermédiaires
Alanine, glycine, cystéine, sérine, thréonine	Pyruvate
Asparagine, aspartate	Oxaloacétate
Tyrosine, phénylalanine, aspartate	Fumarate
Isoleucine, méthionine, thréonine, valine	Succinate
Glutamate, glutamine, histidine, proline, arginine	$\alpha$ -cétoglutarate
Isoleucine, leucine, tryptophane, lysine, phénylalanine, tyrosine	Acétyl-CoA

### 2-3-1-4- Synthèse de l'énergie

Le bilan réel est l'équivalent uniquement de **4 molécules d'ATP** provenant de l'oxydation du glucose en 6 moles de CO<sub>2</sub>. La plus grande partie de l'ATP produite provient de **l'oxydation du NADH,H<sup>+</sup>** et du **FADH<sub>2</sub>** dans la chaîne de transfert des électrons (e<sup>-</sup>).

Chez la bactérie, la chaîne de transfert des e<sup>-</sup> impliquée dans la respiration fait partie de la membrane cytoplasmique (**figure 6**).

On trouve les **cytochromes** (protéines contenant du fer qui acceptent et transfèrent les e<sup>-</sup> par réduction et oxydation alternées de l'atome de fer), des **protéines fer- soufre** comme les **ferredoxines** et les **quinones** (composés aromatiques qui peuvent subir des réactions réversibles). Ce sont des molécules spécialisées qui canalisent les e<sup>-</sup>. Ce flux d'e<sup>-</sup> fournit de l'énergie car ces derniers se déplacent d'un niveau énergétique élevé vers un niveau énergétique plus faible.

L'oxydation du NADH,H<sup>+</sup> par la **NAD déshydrogénase**, ses 2 atomes d'H<sub>2</sub> (2H<sup>+</sup> + 2 e<sup>-</sup>) sont captés par le FAD (ou FMN) des flavoprotéines qui les découplent : les protons (H<sup>+</sup>) sont expulsés dans le périplasma et les 2e<sup>-</sup> sont cédés aux protéines Fe-S. 2 protons sont alors prélevés du cytoplasme par la dissociation d'eau intracellulaire et sont captés par le coenzyme Q, en même temps que les e<sup>-</sup> des protéines Fe-S. Les 2 atomes d'H<sub>2</sub> du coenzyme Q sont à nouveau dissociés en 2H<sup>+</sup> et 2e<sup>-</sup>, les H<sup>+</sup> sont libérés dans le périplasma et les e<sup>-</sup> sont captés par le cytochrome b<sub>556</sub>. Cette phase se fait en 2 phases car le cytochrome ne peut transporter qu'un seul e<sup>-</sup> à la fois. Les e<sup>-</sup> du cytoplasme b<sub>556</sub> sont transférés au **cytochrome oxydase** (Cytochrome O), une **déshydrogénase** qui va terminer le transport des e<sup>-</sup> dans la chaîne respiratoire : O<sub>2</sub> est alors réduit en H<sub>2</sub>O ( $\frac{1}{2} O_2 + 2 H^+ + 2 e^- \longrightarrow H_2O$ ).

Le gradient des protons créé est favorisé par l'arrangement des transporteurs d'e<sup>-</sup> et d'H<sub>2</sub> dans la chaîne respiratoire. Il en résulte une accumulation de charges électriques opposées de part et d'autre de la membrane cytoplasmique : les ions H<sup>+</sup> à la face externe et sont alors responsables du **pH acide** et une charge électrique **positive**, alors que les ions HO<sup>-</sup> se concentrent en face interne avec un **pH basique** et une charge électrique **négative**.

Cette différence de charge génère **un gradient de pH** et un **potentiel électrochimique**, c'est la **force proton motrice**. Cette force proton motrice peut être utilisée pour la synthèse d'ATP ou directement pour réaliser un travail, comme le transport des nutriments et le déplacement cellulaire.

La synthèse d'ATP se fait grâce au retour des protons (H<sup>+</sup>) via des pores à protons associés à des complexes enzymatiques transmembranaires, les **ATP synthétases** (ou **ATP synthases**). Ce processus est appelé **phosphorylation oxydative**.

### 2-3-2- Respiration aérobie chez les microorganismes chimiolithotrophes

Les microorganismes chimiolithotrophes sont tous des procaryotes (*Bacteria* et *Archaea*) dont la plupart sont des chimio-autotrophes. Ils utilisent l'oxydation des composés minéraux réduits pour produire de l'énergie, en transférant les électrons vers l'O<sub>2</sub> via une chaîne respiratoire membranaire comme pour le cas des microorganismes chimio-organotrophes.

Les principaux composés minéraux réduits utilisés sont :

- les composés réduits de l'azote qui sont utilisés par les bactéries nitrifiantes (bactéries nitritantes et nitratantes) ;
- les composés réduits du soufre comme le sulfure (HS<sup>-</sup>, S<sup>2-</sup>, H<sub>2</sub>S), le thiosulfate (S<sub>2</sub>O<sub>3</sub><sup>2-</sup>) sont utilisés par les bactéries sulfo-oxydantes aérobies. Ce groupe bactérien comprend des autotrophes et des hétérotrophes ;
- le fer réduit ou fer ferreux (Fe<sup>2+</sup>) utilisés par les bactéries ferro-oxydantes aérobies autotrophes comme donneur d'électrons, donc oxydé en fer ferrique (Fe<sup>3+</sup>) via une chaîne respiratoire qui dérive les électrons vers l'O<sub>2</sub>.

La production d'énergie chez microorganismes chimiolithotrophes a lieu par transfert des électrons par oxydation du composé minéral réduit à l'O<sub>2</sub> via une chaîne respiratoire située dans la membrane cytoplasmique. L'énergie produite reste faible en comparaison avec celle produite par les chimio-organotrophes.

### 2-3-3- Respirations anaérobies

Dans les environnements anoxiques (absence d'O<sub>2</sub>) en absence de lumière, les microorganismes peuvent utiliser la respiration anaérobie ou la fermentation pour produire de l'énergie.

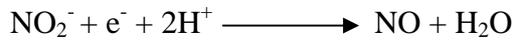
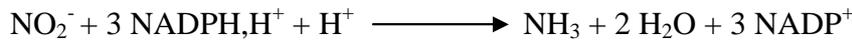
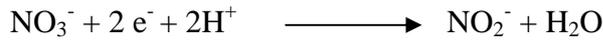
Lors de la respiration anaérobie, les électrons issus de l'oxydation du donneur d'électrons sont transférés via une chaîne respiratoire vers des accepteurs minéraux oxydés comme le nitrate, le sulfate, fer ferrique, le CO<sub>2</sub>... et quelquefois des composés organiques (fumarate..).

Exemples de respirations anaérobies : respiration fer, respiration nitrate NO<sub>3</sub><sup>-</sup> ...

#### Réduction dissimilatrice du nitrate

L'utilisation du nitrate comme accepteur terminal d'électrons est répandue chez les procaryotes. La première étape qui conduit au nitrite (NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) produit de l'énergie via la chaîne respiratoire. Les nitrites formés peuvent suivre 2 chemins : (i) ils peuvent s'accumuler dans le milieu extérieur ou réduits en NH<sub>3</sub> (ii) ils peuvent être réduit en N<sub>2</sub> via la chaîne respiratoire membranaire libéré dans l'atmosphère. En effet, les bactéries réalisant une respiration

anaérobie possèdent des systèmes de transport d'e<sup>-</sup> contenant des cytochromes, quinones, protéines Fe-S et autres.



La quantité d'énergie de la respiration du nitrate est très élevée, proche de celle obtenue par la respiration aérobie. Les deux types de respiration sont en compétition.

En présence d'O<sub>2</sub>, la respiration aérobie sera favorisée jusqu'à l'épuisement de ce dernier. D'autres bactéries font la respiration anaérobie obligatoirement (incapables d'utiliser l'O<sub>2</sub>).

Remarque: N<sub>2</sub>O libéré peut être reconverti en NO par la lumière solaire qui réagit avec l'ozone pour redonner NO<sub>2</sub><sup>-</sup> qui revient sur terre sous forme de pluies acides (HNO<sub>2</sub>).

#### 2-4- Fermentations

La fermentation est une forme de métabolisme énergétique se déroulant habituellement en anaérobie nécessitant un donneur d'électrons organique. Ces électrons sont transportés vers une molécule organique oxydée intermédiaire résultant de la dégradation incomplète du substrat initial (pas d'accepteurs d'électrons exogènes). Les fermentations produisent de grandes quantités de gaz et de produits volatils tels que CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>, alcools, acides organiques... (**figure 7**) libérés dans le milieu extérieur. Le faible rendement énergétique qui caractérise les fermentations, obligent les microorganismes fermentatifs à dégrader des quantités importantes de matières organiques.

##### Mécanismes de conservation de l'énergie

L'ATP est synthétisée par phosphorylation au niveau du substrat. Pour un même substrat, la fermentation est moins efficace que la respiration aérobie. Par exemple pour une mole de glucose, la levure de bière libère en respirant 2872 kJ et seulement 236 kJ par fermentation.

##### Diversité des fermentations

Les fermentations sont classées selon les produits formés ou les substrats consommés. Les processus fermentatifs sont très diversifiés (**tableau 3**), et très répandus chez les microorganismes.

Au cours des fermentations, les sucres sont oxydés en général en **pyruvate**. Ce dernier ou ses produits de dégradation deviennent les accepteurs des électrons pour permettre la réoxydation des coenzymes réduits (NADPH,H<sup>+</sup>, NADH,H<sup>+</sup>).

Les microorganismes peuvent être fermentatifs facultatifs (capables de respirations aérobies ou anaérobies), alors que d'autres sont fermentatifs obligés (cas des anaérobies strictes et des aérotolérants).

Tableau 3: Exemples de fermentations

Substrat fermenté	Dénomination de la fermentation	Produits de fermentation	Exemples de microorganismes
<b>Sucres</b>			
	Alcoolique	Ethanol, CO <sub>2</sub>	Levures, <i>Zymomonas</i>
	lactique	Acide lactique et parfois éthanol, acide acétique, CO <sub>2</sub>	<i>Lactobacillus</i> , <i>Lactococcus</i> , <i>Leuconostoc</i>
	Acétique	Acide acétique	<i>Clostridium thermoaceticum</i>
	Acides mixtes	Acide formique, acide acétique, acide lactique, acide succinique, éthanol, CO <sub>2</sub> , H <sub>2</sub>	<i>Escherichia</i> , <i>Salmonella</i> , <i>Shigella</i> , <i>Proteus</i>
	2,3, butanediol	2,3, butanediol, acide lactique, acide formique, éthanol, CO <sub>2</sub> , H <sub>2</sub>	<i>Enterobacter</i> , <i>Serratia</i> , <i>Erwinia</i>
<b>Acides organiques</b>			
Acide lactique	Propionique	Acide propionique, CO <sub>2</sub>	<i>Clostridium propionicum</i>
Acide malique	Malo-lactique	Acide lactique, CO <sub>2</sub>	<i>Leuconostoc oenos</i>
<b>Acides aminés</b>			
Alanine		Acide propionique, acide acétique, NH <sub>3</sub> , CO <sub>2</sub>	<i>Clostridium propionicum</i>
Arginine		Ornithine, CO <sub>2</sub> , NH <sub>3</sub>	<i>Clostridium</i> , <i>Streptococcus</i>

## 2-5- Photosynthèses

Les microorganismes phototrophes utilisent l'énergie solaire comme source d'énergie qu'ils captent et transforment en énergie chimique. La majorité des phototrophes sont des photoautotrophes.

La photosynthèse se déroule en 2 phases : une **phase claire** durant laquelle l'énergie lumineuse est conservée sous forme d'ATP et de coenzymes réduits (NADPH,H<sup>+</sup>) et une **phase obscure** au cours de laquelle, il y a réduction du CO<sub>2</sub>, synthèse des composés organiques, et consommation d'ATP et de coenzymes réduits.

---

La présence ou non de dégagement d'O<sub>2</sub>, divise les microorganismes phototrophes en phototrophes **phototrophes oxygéniques** et **phototrophes anoxygéniques**.

- chez les phototrophes oxygéniques comme les cyanobactéries, les eucaryotes unicellulaires photosynthétiques, le donneur d'électrons pour la réduction des coenzymes est l'eau, et la photosynthèse s'accompagne d'un dégagement d'O<sub>2</sub>.

- chez les phototrophes anoxygéniques qui sont tous des procaryotes du domaine des *Bacteria*, les donneurs d'électrons peuvent être des composés organiques de faibles poids moléculaires qui servent aussi de source de carbone, ce sont des bactéries **photo-organotrophes** ou **photo-hétérotrophes**. Une autre catégorie de bactéries utilise des composés minéraux tels que l'H<sub>2</sub>, composés réduits du soufre (**photo-lithotrophes anoxygéniques**).

Chez les bactéries photosynthétiques anoxygéniques, les centres réactionnels contiennent de la **bactériochlorophylle** qui est associée à des chaînes de transporteurs d'électrons situés au niveau de la membrane cytoplasmique. Alors que chez les cyanobactéries qui sont les cyanobactéries, les centres réactionnels qui renferment de la **chlorophylle a** et des chaînes de transporteurs d'électrons se trouvent dans les thylakoïdes localisés dans le cytoplasme.

### 3- Biosynthèses (anabolisme)

Une partie importante de l'énergie produite lors du catabolisme est utilisée pour la synthèse des constituants cellulaires de la cellule. Les microorganismes autotrophes synthétisent les glucides, les protéines, les lipides, etc. à partir de molécules inorganiques ou minérales (CO<sub>2</sub>, ammonium, sulfate...). Alors que les microorganismes hétérotrophes dépendent de molécules organiques produites par les autotrophes. Leurs macromolécules constitutives des diverses structures sont assemblées à partir de leurs sous-unités : acides aminés pour les protéines, nucléotides pour les acides nucléiques, sucres pour les polysaccharides, et glycérol et acides gras pour les lipides.

Les sous-unités peuvent provenir du milieu extérieur mais de nombreuses bactéries peuvent aussi les synthétiser. Ces synthèses ainsi que la constitution des macromolécules mettent en œuvre des enzymes spécifiques et nécessitent également de l'énergie.

Les chaînes anaboliques utilisées par les bactéries sont assez nombreuses, mais toutes ne sont pas nécessaires en même temps, en fonction de la composition du milieu. Des systèmes de régulation positive et négative des gènes qui codent pour toutes ces enzymes existent donc (régulons), ils sont influencés par la présence ou l'absence de certains substrats (polymères, éléments simples, ions) dans le milieu extérieur.

### 3-1- Microorganismes autotrophes : assimilation du CO<sub>2</sub>

L'assimilation du CO<sub>2</sub> par cette catégorie de microorganismes peut se faire par plusieurs voies :

- (i) la voie du ribulose 1,5-diphosphate ou cycle de Calvin ;
- (ii) le cycle inverse des acides tricarboxylique ;
- (iii) la voie réductrice de l'acétyl CoA ;
- (iv) le cycle du 3-hydroxypropionate ;
- (v) la voie de C<sub>4</sub>.

#### 3-1-1- Voie du ribulose 1,5 diphosphate (cycle de Calvin ou Calvin-Benson)

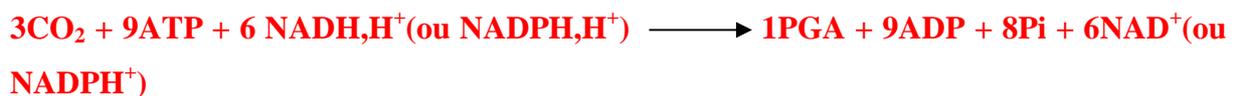
Cette voie permet aux microorganismes autotrophes (cyanobactéries, bactéries phototrophes anoxygénique, chimiolithotrophes) et les végétaux de fixer le CO<sub>2</sub> (**figure 8**).

L'enzyme clé de ce cycle est la **ribulose 1,5- biphosphate carboxylase** (RuBisCo). Elle catalyse la carboxylation du ribulose 1,5 di-phosphate. Le cycle comprend 3 phases :

Phase 1 : fixation de 3 molécules de CO<sub>2</sub> avec 3 molécules de ribulose 1,5 di-phosphate, en 6 molécules de 3-phosphoglycérate

Phase 2 : phase de réduction, les 6 molécules de 3-phosphoglycérate sont réduites en 3-phosphoglycéraldéhyde (PGA), 1 molécule est réservée aux biosynthèses et les 5 autres à régénérer les 3 molécules du ribulose 1,5 di-phosphate.

Phase 3 : 1 molécule de C<sub>3</sub> (PGA) est synthétisée à partir de 3 molécules de CO<sub>2</sub>.



Remarque : chez les procaryotes, les phototrophes le cycle de Calvin a lieu dans le cytoplasme alors que chez les eucaryotes phototrophes dans le stroma des chloroplastes.

#### 3-1-2- Cycle inverse des acides tricarboxylique

Ce cycle existe chez quelques procaryotes tels que des bactéries et des archées sulfato-réductrices, bactéries phototrophes vertes ..... Ces organismes fixent le CO<sub>2</sub> au cours du cycle inverse de Krebs.

### 3-2- Microorganismes hétérotrophes

Cette catégorie de microorganisme utilise des composés organiques pour leur croissance. Ces composés fournissent de l'énergie (ATP, coenzymes réduits, force proton-motrice) et des squelettes carbonés utilisés lors des biosynthèses.

La plupart des microorganismes hétérotrophes doivent excréter des enzymes extracellulaires ou exoenzymes qui découpent les macromolécules en petites molécules (monomères) plus facilement transportables (voir section 2-2).

Les molécules simples (hexoses, acides aminés, acétyl-CoA, glycérol, ..... ) issues des activités métaboliques deviennent des précurseurs des biosynthèses. Elles alimentent les **voies métaboliques centrales** pour produire des monomères nécessaires à la synthèse des macromolécules.

### 3-2-1-Voies métaboliques centrales et formation du squelette carboné

Les métabolites précurseurs ou intermédiaires sont tous synthétisés par une série de réactions qui sont désignées sous le nom de **métabolites central**. Quatre voies (**figure 9**) communes à la majorité des microorganismes eucaryotes et procaryotes sont utilisées:

- la glycolyse ;
- la néoglucogenèse ;
- le cycle des acides tricarboxylique (cycle de Krebs) ;
- la voie des pentoses phosphates.

Chez *E. coli*, la **glycolyse** fournit 6 précurseurs, le **cycle de Krebs** : 3 précurseurs et le cycle des **pentoses phosphate** : 2 précurseurs et l'**acétyl CoA** ; [glucose 6P, fructose 6P, ribose 5P, érythrose 4P, triose P, 3 phosphoglycérate, 7 phospho énoypyruvate, pyruvate, acétyl CoA,  $\alpha$ -cétogutarate, succinyl CoA, oxaloacétate].

### 3-2-2- Biosynthèse des sucres

Quand le glucose n'est pas fournit à la bactérie, il peut être synthétisé selon le processus de gluconéogenèse. Cependant, certaines étapes de cette voie ne sont pas des étapes réversibles de la glycolyse. Ainsi la transformation du pyruvate en phosphoénoypyruvate se fait en 2 étapes ; une étape de carboxylation par une **carboxylase** en oxaloacétate et une étape de décarboxylation de l'oxaloacétate en phosphoénoypyruvate par une **carboxykinase** avec consommation d'énergie. Deux autres étapes de la glycolyse ne sont pas également réversibles : la déphosphorylation du fructose 1,6- phosphate et du glucose 6-phosphate.

Les pentoses comme le ribose et le désoxyribose nécessaire à la synthèse des acides nucléiques sont synthétisés à partir des hexoses par décarboxylation (**figures 9-10**).

### 3-2-3- Biosynthèse des acides aminés

Si les acides aminés ne sont pas présents dans le milieu ou ne peuvent être assimilés par les bactéries, elles doivent donc les synthétiser. Le squelette carboné provient des intermédiaires

de la glycolyse et du cycle de Krebs. Le groupe aminé des acides aminés provient d'une source azotée inorganique comme l'ammonium ( $\text{NH}_3$ ) (figure 9 et 11).

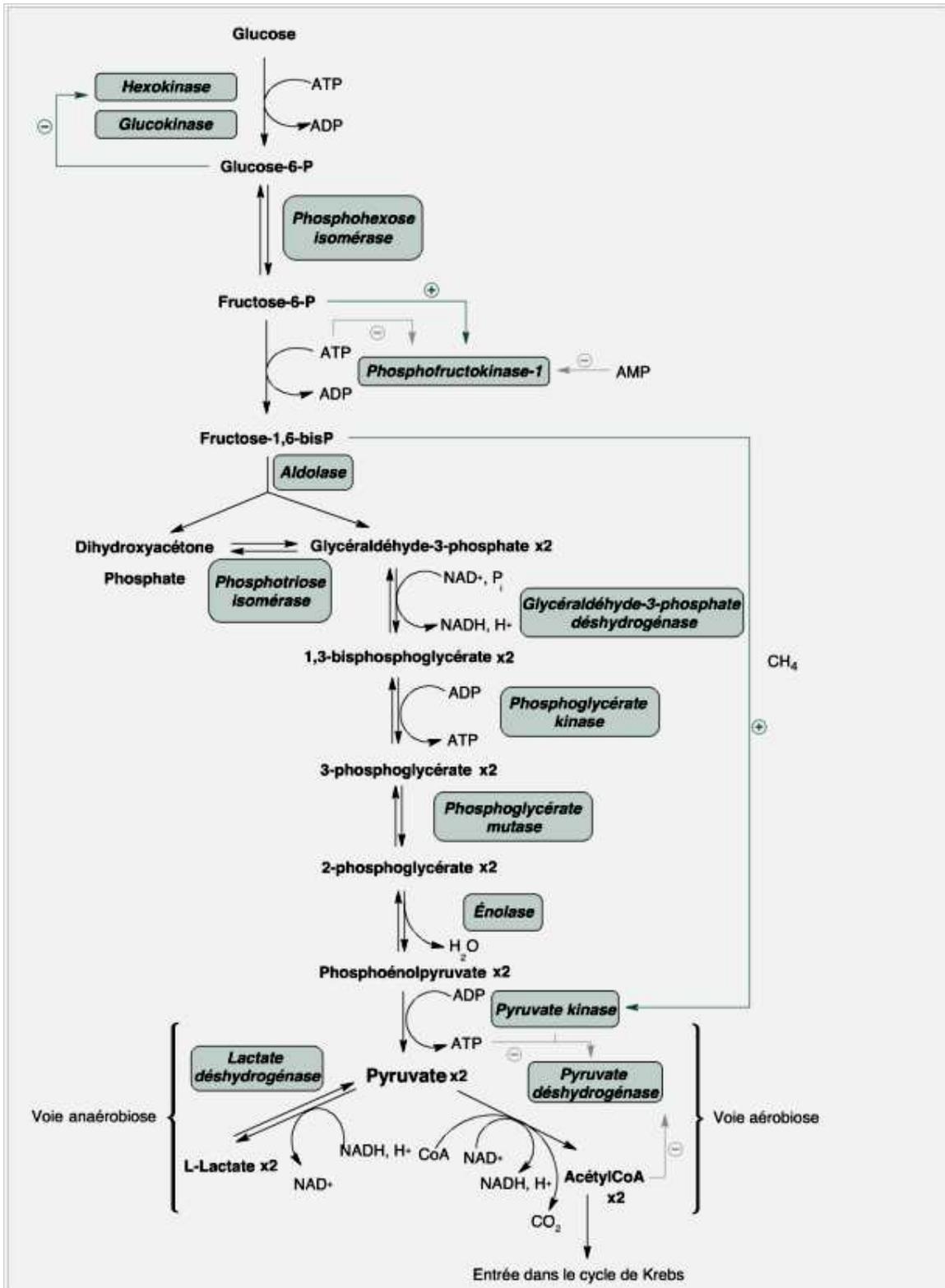


Figure 1 : Voie de la glycolyse (ou voie d'Embden- Meyerhof).

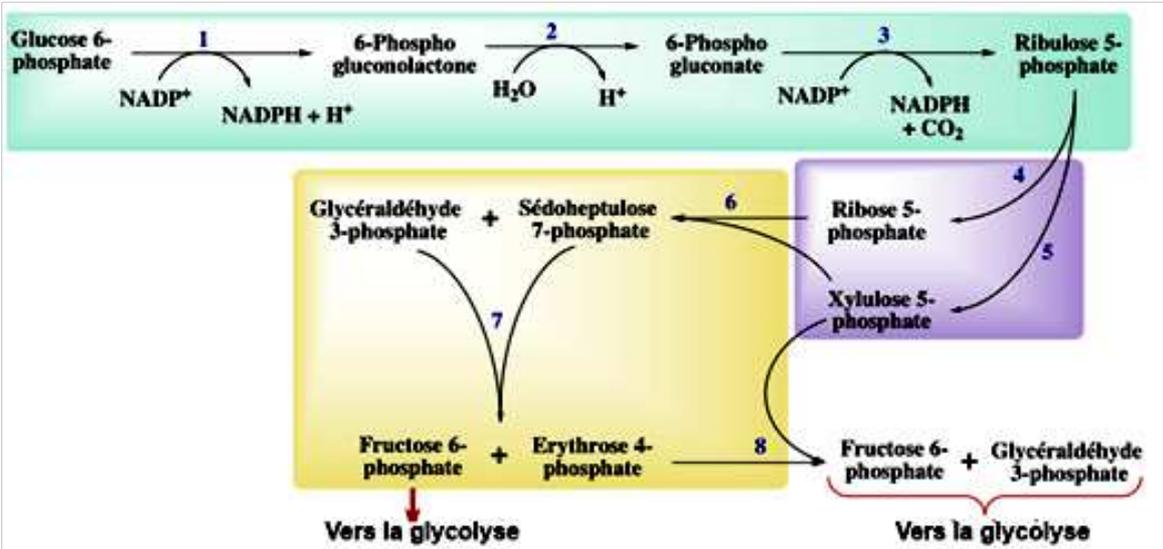


Figure 2 : Voie des pentoses phosphate.

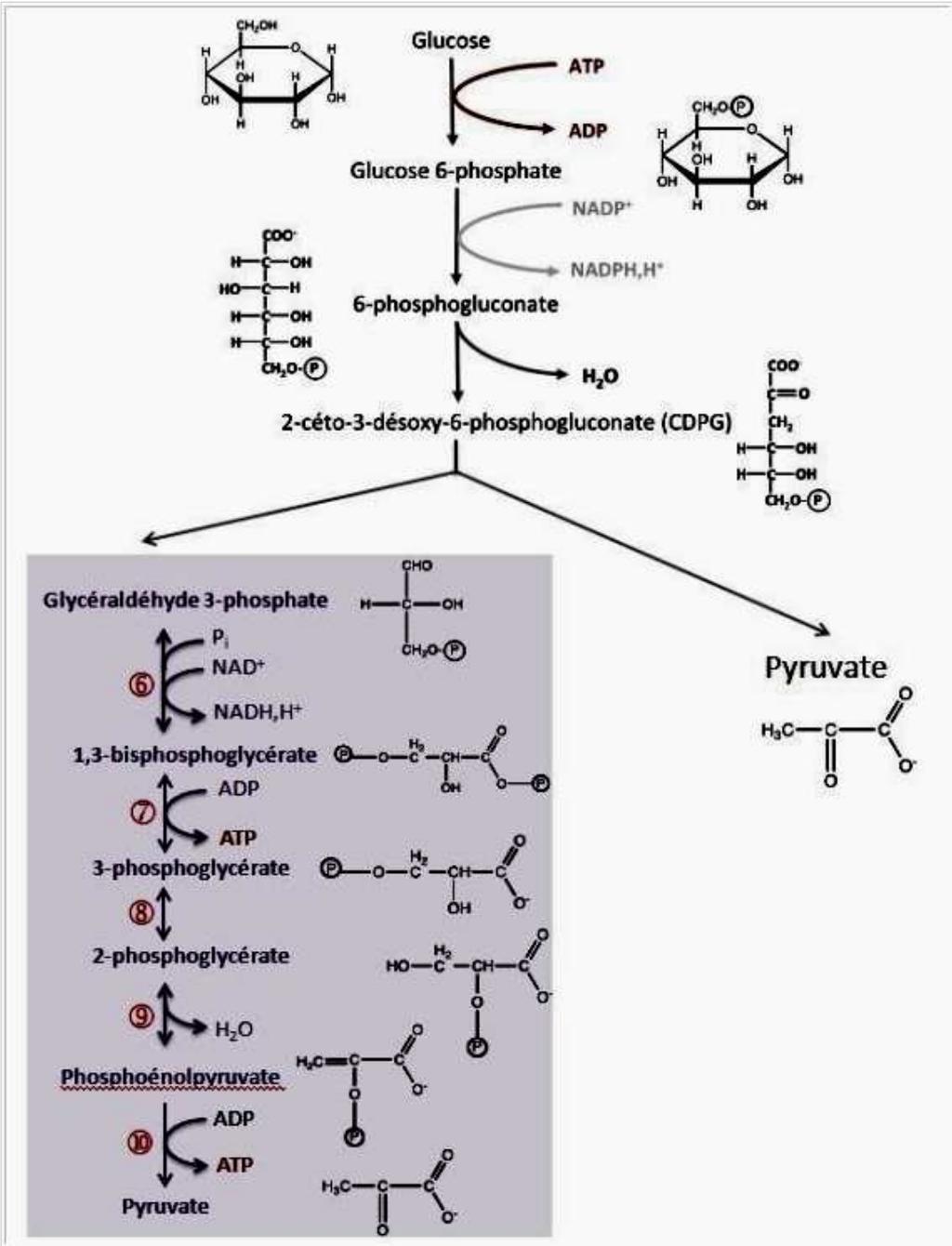


Figure 3 : Voie d'Entner-Doudoroff (ou voie CDPG).

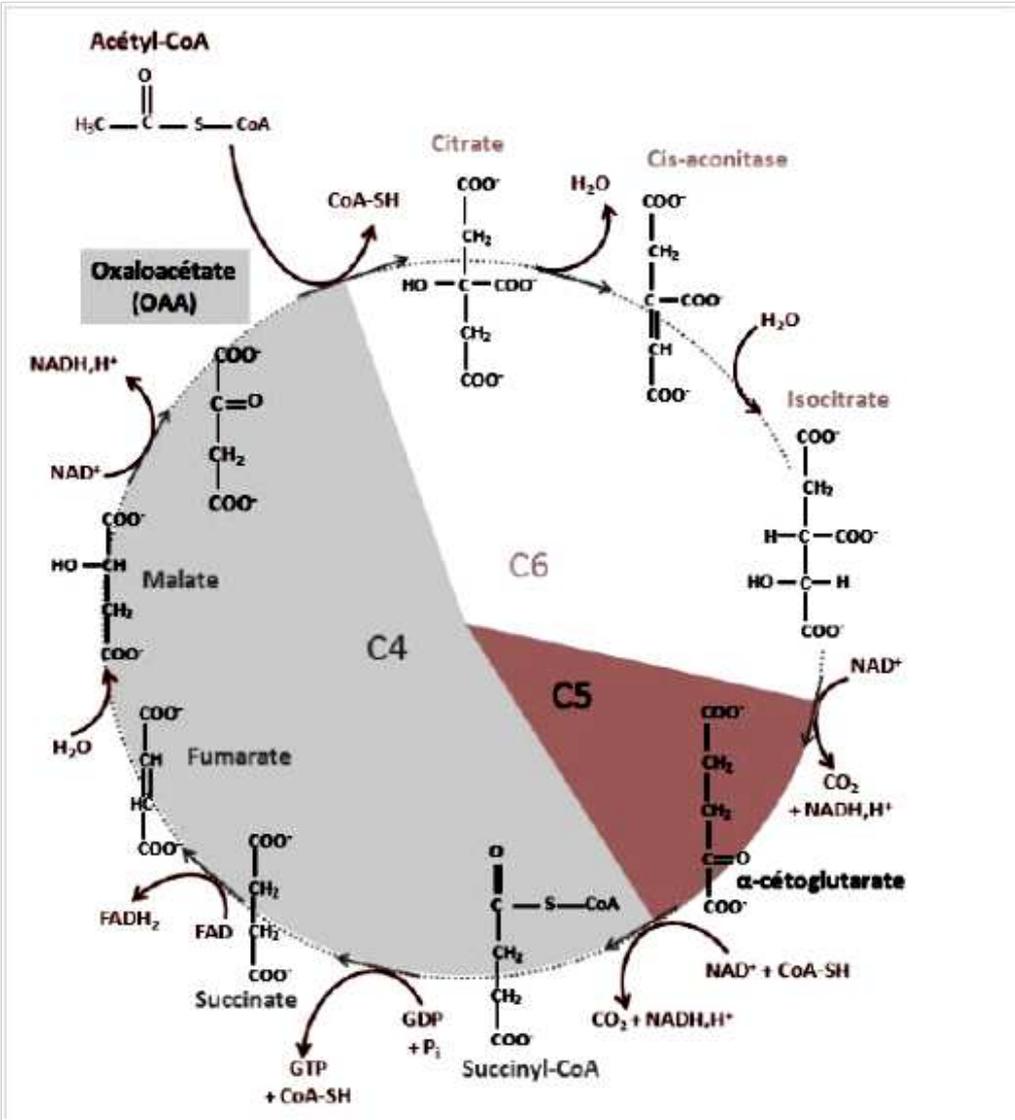


Figure 4 : Cycle de Krebs.

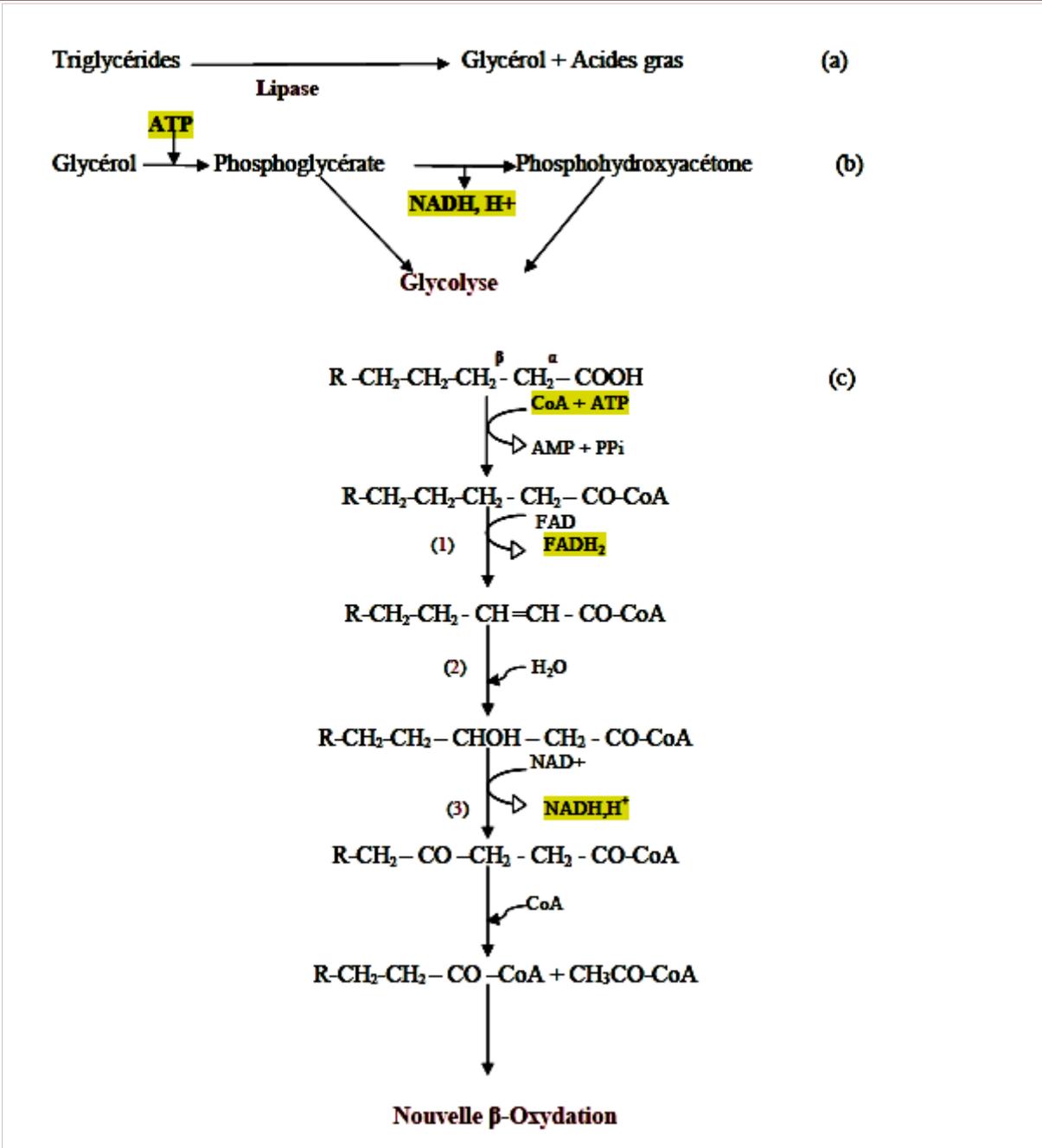


Figure 5 : Oxydation des lipides.



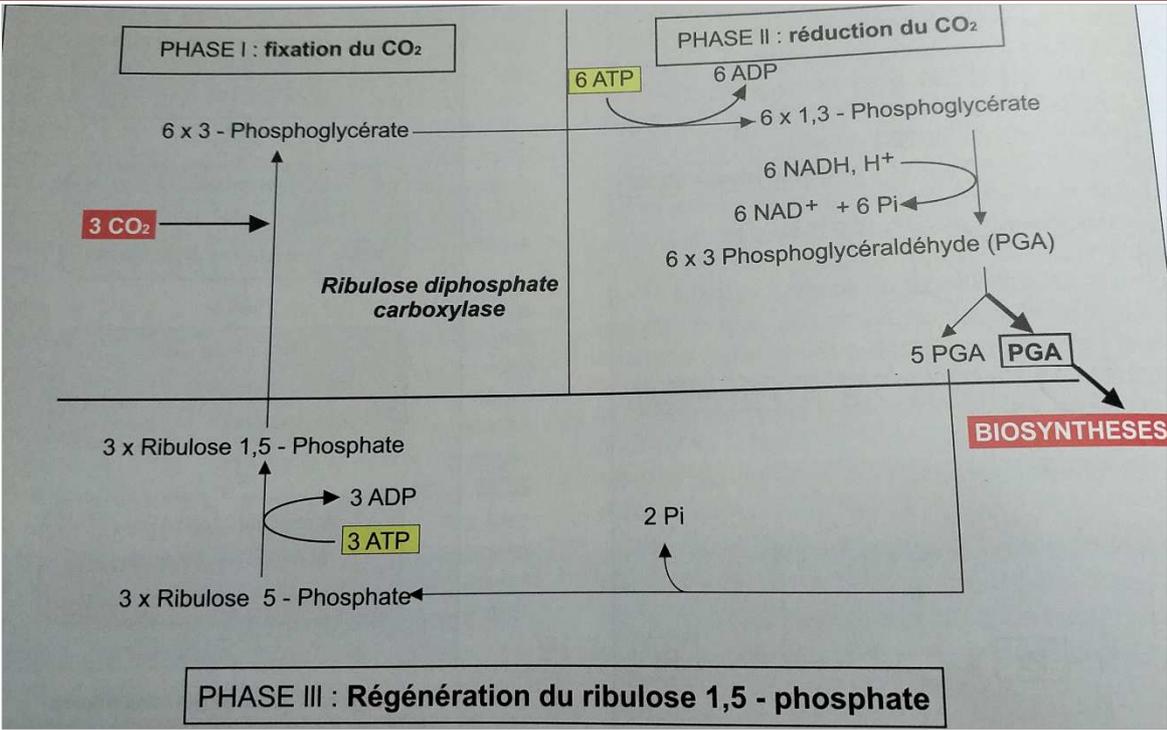


Figure 8 : Cycle de Calvin.

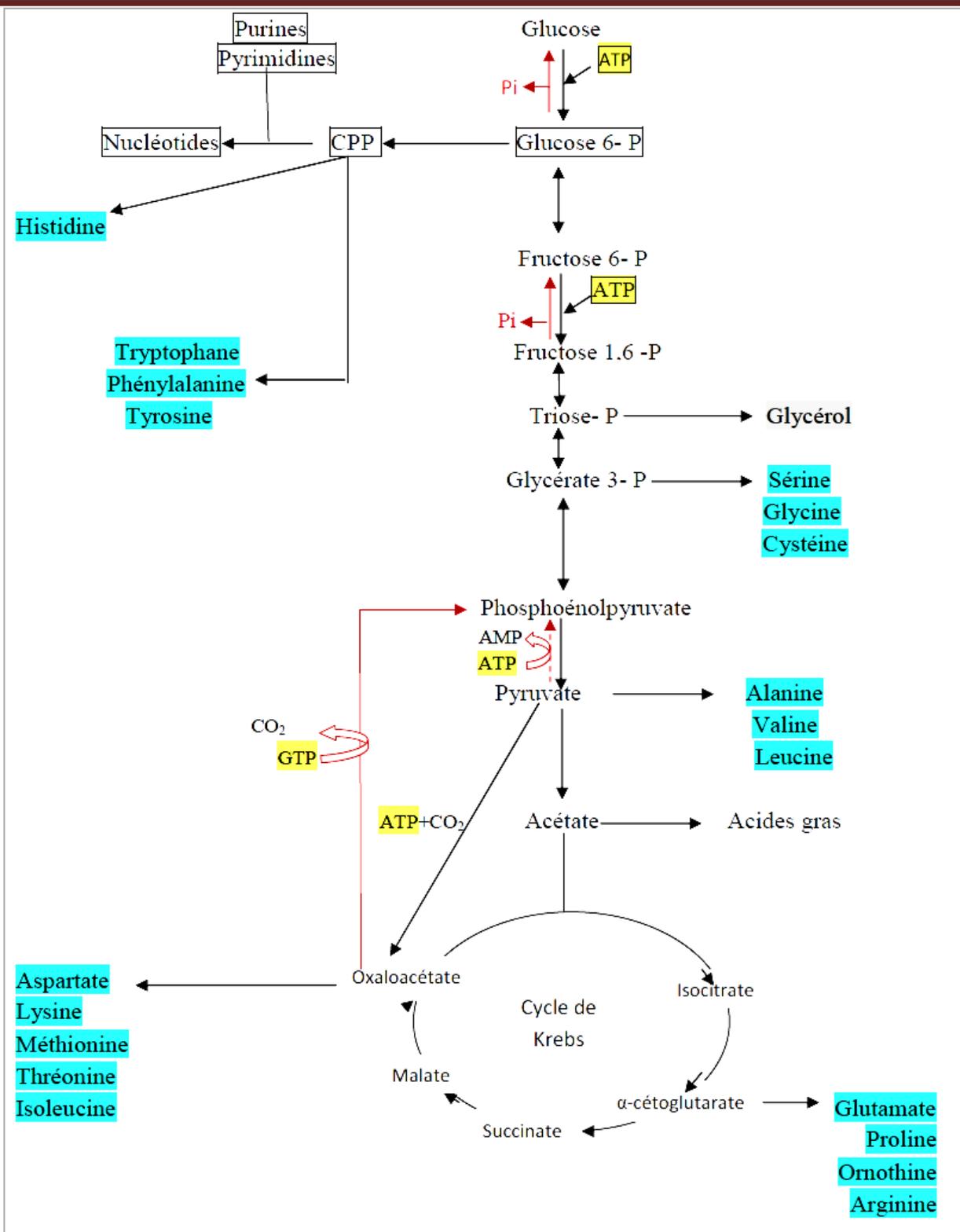


Figure 9 : Voies métaboliques centrales

CPP, Cycle des pentoses phosphate ; P, phosphate minéral ; en rouge, étapes non réversibles de la glycolyse.

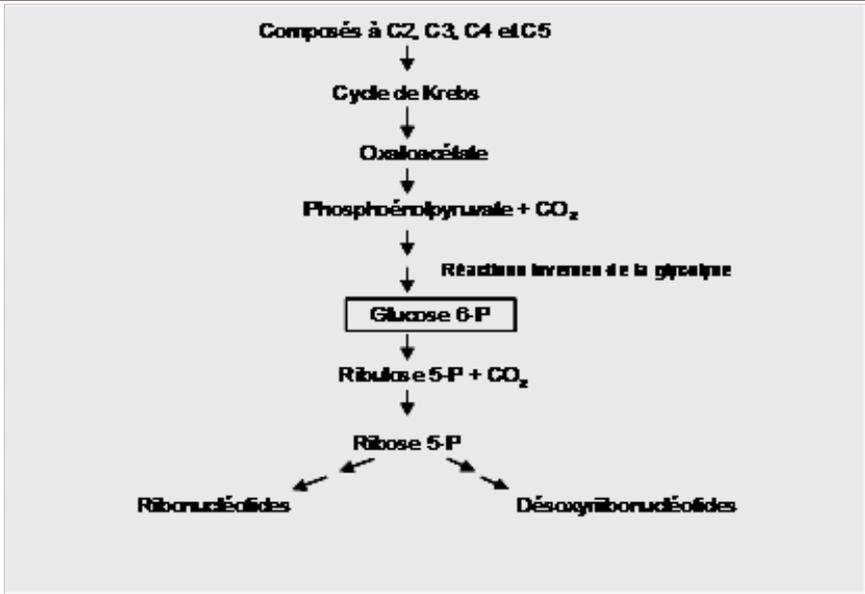


Figure 10. Synthèse des sucres.

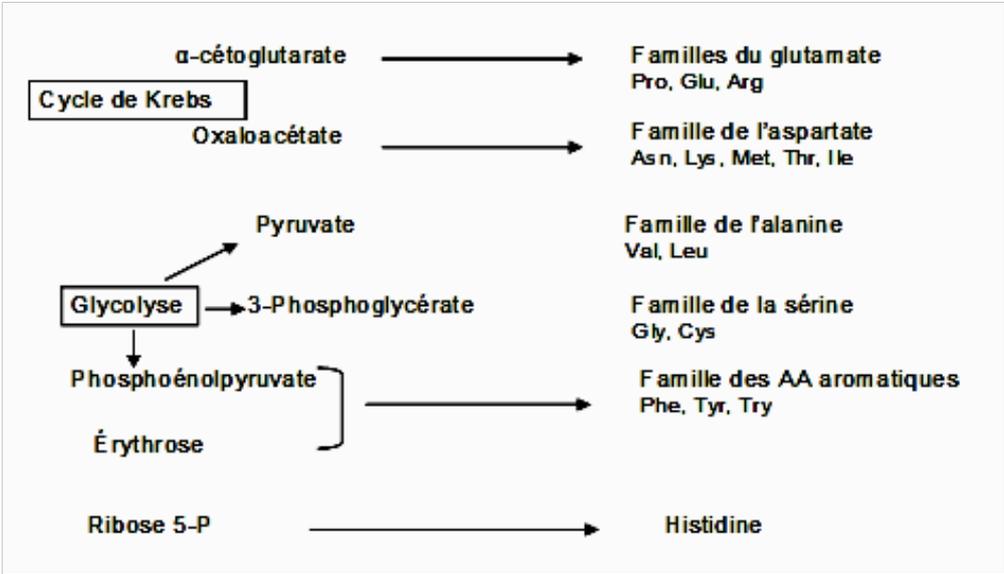


Figure 11. Synthèse des acides aminés.