

1.b.2 .Classification par rapport à l'accepteur final d'électrons

1.b.2.1 respiration aérobie

Traditionnellement, lorsque l'**accepteur final** d'électrons est l'**Oxygène** moléculaire, on parle de **respiration** et les **micro-organismes** de ce type sont dits **aérobies**.

Il existe divers mécanismes de respiration aérobie, ils ne peuvent intervenir que dans des conditions d'aérobiose. Les microorganismes ne possédant qu'un système de ce type sont des « **aérobies strictes** ».

Les micro-organismes réalisant la respiration possèdent une chaîne de **transport électronique** « **chaîne respiratoire** » ou « **chaîne des Phosphorylations oxydatives** » liée à une membrane cellulaire.

La phosphorylation oxydative est le processus permettant la synthèse d'ATP à partir de l'énergie libérée lors du transfert des électrons, des transporteurs membranaires aux potentiels d'oxydo-réduction les plus négatifs vers ceux dont le potentiel est plus positif (principe de thermochimie : loi de Nernst).

Le mécanisme de **phosphorylation oxydative** a fait l'objet d'études intenses pendant des années. L'hypothèse la plus largement acceptée pour **produire de l'ATP** est la théorie **chimiosmotique** (ou couplage chimiosmotique), qui fut formulé par le biochimiste britannique **Peter Mitchell, 1961**.

Selon cette hypothèse. les transporteurs d'électrons de la chaîne respiratoire **de transfert d'électrons** (cytochromes variés, ubiquinone, protéines fer/soufre . . .) sont organisés de telle sorte que durant le transport des électrons, les protons sont transférés d'un côté de la membrane (milieu "extracellulaire" pour les bactéries), créant ainsi une **Force Proton-Motrice** qui permet **lors du retour des protons dans le cytoplasme**, la synthèse d'ATP au niveau d'une enzyme située sur la face interne de la membrane cytoplasmique, Pour les bactéries, l'ATP synthétase.

Chez les bactéries, la localisation des transporteurs d'électrons de la chaîne respiratoire est membranaire (membrane cytoplasmique) et il existe de nombreuses variantes, en revanche sont localisés dans la **membrane interne des mitochondries chez les Eucaryotes,**

Plus un système a un potentiel électronégatif élevé, plus il est énergétique. **Le tableau** donne le potentiel standard des principaux systèmes.

En principe, le rendement énergétique des chaînes phosphorylation oxydative longues est supérieur à celui des chaînes courtes.

Le rendement énergétique maximal par couple d'électrons et de protons est de 3 ATP (non compris les ATP éventuellement formés par le mécanisme de phosphorylation du substrat), il est souvent inférieur. Chez les bactéries, la présence d'ATPases gêne l'étude des rendements énergétiques.

Il existe plusieurs classes de bactéries en fonction de leurs rapports avec l'**oxygène**.

- **aérobies strictes** ne se développent qu'en présence d'air. Leur source principale d'énergie est la respiration. L'oxygène moléculaire, ultime accepteur d'électron, est réduit en eau (*Pseudomonas, Acinetobacter, Neisseria*).

- **microaérophiles** se développent mieux ou exclusivement lorsque la pression partielle d'oxygène est inférieure à celle de l'air (*Campylobacter, Mycobacteriaceae*).

- **aéro-anaérobies facultatives** se développent avec ou sans air : les entérobactéries (*Escherichia, Salmonella*), les streptocoques, les staphylocoques. L'énergie provient de l'oxydation des substrats et de la voie fermentaire.

- **anaérobies strictes** ne se développent qu'en absence totale ou presque d'oxygène qui est le plus souvent toxique. Ces bactéries doivent se cultiver sous atmosphère réductrice. La totalité de l'énergie est produite par **fermentation**. C'est le cas des bactéries intestinales (*Bacteroides, Fusobacterium, Clostridium*) et de nombreuses bactéries présentes dans les flores normales de l'organisme. La production d'énergie se fait grâce aux cytochromes membranaires couplés à des phosphorylations oxydatives mais en l'absence d'oxygène moléculaire. La toxicité de l'oxygène s'explique par la production de radicaux superoxydes que les bactéries anaérobies ne peuvent pas détruire (**absence de superoxyde dismutase**) et/ou par l'absence d'une activité enzymatique à type de catalases et de peroxydases

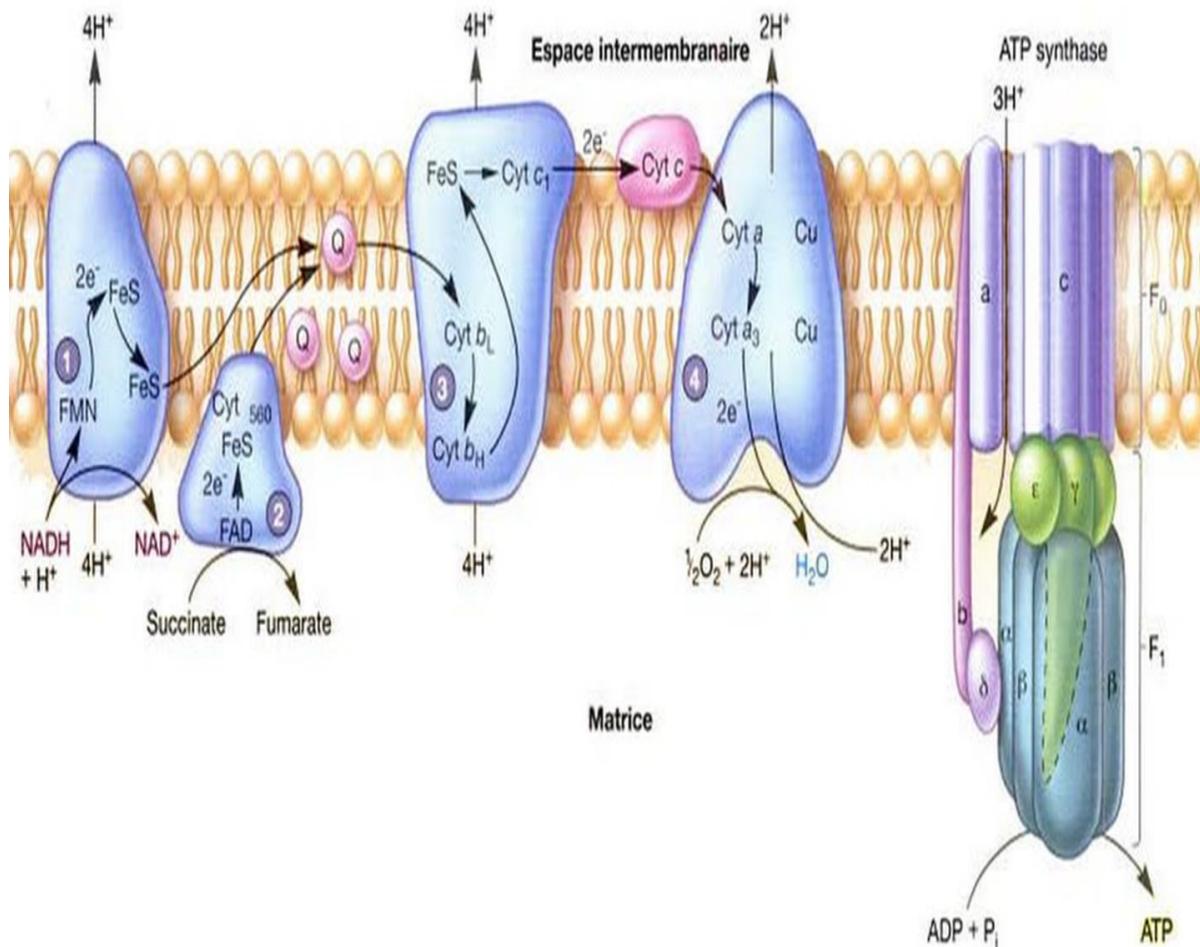


Fig. 10. L'hypothèse chimiosmotique appliquée aux mitochondries. Dans ce schéma, les transporteurs sont organisés de façon asymétrique dans la membrane interne, de sorte que les protons sont transportés au travers, pendant que les électrons se déplacent le long de la chaîne. La libération des protons dans l'espace inter-membranaire a lieu quand les électrons sont transférés de porteurs comme le FMN et la coenzyme Q(Q). Ceux-ci transportent à la fois des protons et des électrons, vers des composants comme les protéines à fer non hémique (FeS) et les cytochromes(Cyt) qui ne transportent que des électrons. Le complexe IV pompe les électrons à travers la membrane, lorsque ceux-ci passent du cytochrome a à l'oxygène. La coenzyme Q transporte des électrons depuis les complexes I et II vers le complexe III. Le cytochrome C déplace les électrons entre les complexes III et IV. Le nombre des protons qui traversent la membrane à chaque site, par paires d'électrons transportés, n'est pas encore connu avec certitude. Selon le consensus actuel, au moins 10 protons doivent sortir lors de l'oxydation d'un NADH. Une molécule d'ATP est synthétisée et libérée par ATP synthase chaque fois que **trois protons** passent par cette enzyme en traversant la membrane.

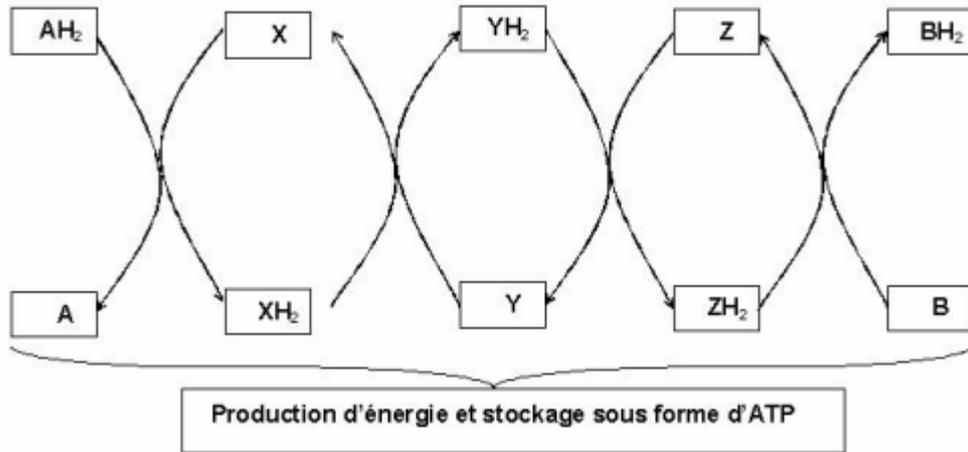


Fig 11. Représentation schématique de la chaîne respiratoire chez les bactéries

AH₂ : Donneur d'électrons (substrat énergétique)

A : Donneur oxydé

B : Accepteur final d'électrons

Les transporteurs intermédiaires (X, Y et Z) peuvent être des co-enzymes tels que NAD, FAD, FMN ou des cytochromes.

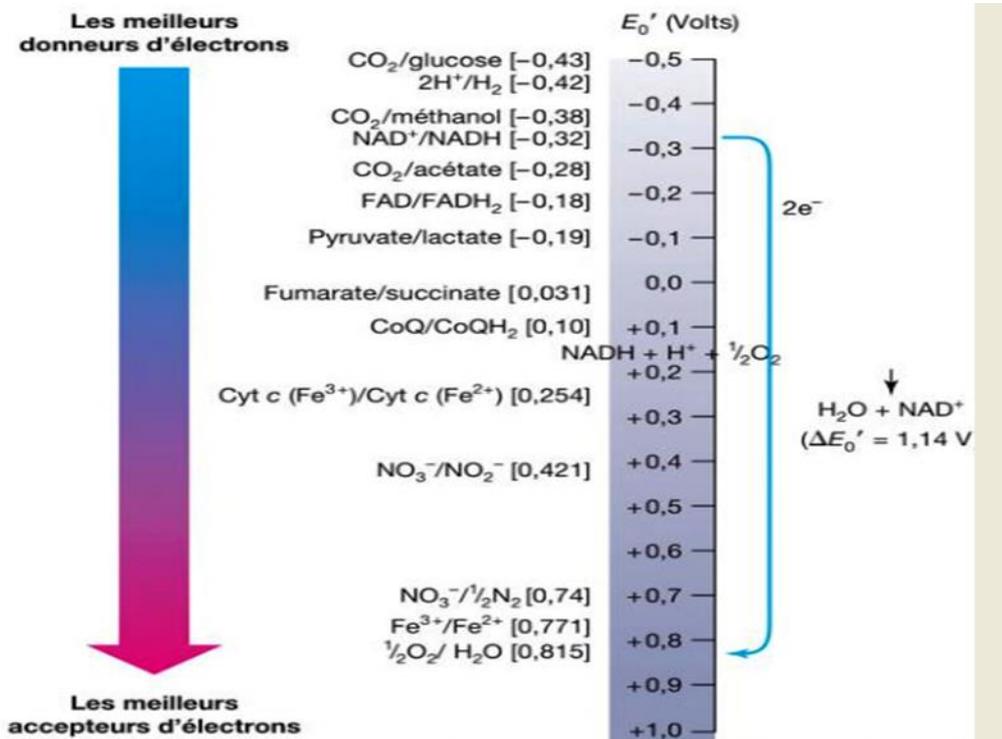


Fig 12. Mouvement des électrons et potentiels de réduction. Dans la « tour des électrons » dessinée ici, les potentiels de réduction les plus négatifs sont au sommet. Les électrons se déplaceront spontanément des donneurs, situés plus haut dans la tour (potentiels plus négatifs), vers les accepteurs situés plus bas (potentiels plus positifs). Cela signifie que le donneur est toujours plus haut dans la tour que l'accepteur. Par exemple, le

NADH donnera ses électrons à l'oxygène et formera ainsi de l'eau. Quelques couples rédox typiques sont montrés à gauche, et leurs potentiels de réduction indiqués entre parenthèses.

Couple rédox	E'_0 (Volts) ^a
$2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2$	-0,42
Ferrédoxine (Fe^{3+}) + $\text{e}^- \rightarrow$ ferrédoxine (Fe^{2+})	-0,42
$\text{NAD(P)}^+ + \text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{NAD(P)H}$	-0,32
$\text{S} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2\text{S}$	-0,27
Acétyldéhyde + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ éthanol	-0,20
$\text{Pyruvate}^- + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{lactate}^{2-}$	-0,19
$\text{FAD} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{FADH}_2$	-0,18 ^b
$\text{Oxaloacétate}^{2-} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{malate}^{2-}$	-0,17
$\text{Fumarate}^{2-} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{succinate}^{2-}$	0,03
Cytochrome <i>b</i> (Fe^{3+}) + $\text{e}^- \rightarrow$ cytochrome <i>b</i> (Fe^{2+})	0,08
Ubiquinone + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ ubiquinone H_2	0,10
Cytochrome <i>c</i> (Fe^{3+}) + $\text{e}^- \rightarrow$ cytochrome <i>c</i> (Fe^{2+})	0,25
Cytochrome <i>a</i> (Fe^{3+}) + $\text{e}^- \rightarrow$ cytochrome <i>a</i> (Fe^{2+})	0,29
Cytochrome a_3 (Fe^{3+}) + $\text{e}^- \rightarrow$ cytochrome a_3 (Fe^{2+})	0,35
$\text{NO}_3^- + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{NO}_2^- + \text{H}_2\text{O}$	0,42
$\text{NO}_2^- + 8\text{H}^+ + 6\text{e}^- \rightarrow \text{NH}_4^+ + 2\text{H}_2\text{O}$	0,44
$\text{Fe}^{3+} + \text{e}^- \rightarrow \text{Fe}^{2+}$	0,77 ^c
$1/2 \text{O}_2 + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2\text{O}$	0,82

Tableau 2 : sélection de couples rédox biologiquement importants

1.b.2.2 Respiration anaérobie

Il s'agit d'un processus où l'accepteur final d'hydrogène est une substance **minérale oxydée**. De nombreux microorganismes sont capables d'oxyder complètement le glucose en l'absence d'air à condition qu'il y ait du nitrate dans le milieu. Outre les nitrates, d'autres produits peuvent être utilisés : nitrites, sulfates, soufre, CO_2 ...

Lors de la respiration anaérobie, la dégradation du substrat organique source d'hydrogène (H^+ , e^-) peut ne pas être complète et aboutit à d'autres substances (acides organiques).

Accepteur d'électrons	Produit final réduit	Nom du processus	Exemples de microorganismes
NO_3^-	NO_2^- , NH_3 or N_2	Respiration anaérobie (dénitrification)	<i>Bacillus</i> , <i>Pseudomonas</i>
SO_4^{2-}	S or H_2S	Respiration anaérobie (réduction des sulfates)	<i>Desulfovibrio</i>
fumarate	Succinate	Respiration anaérobie utilisant un accepteur d' e^- organique	<i>Escherichia coli</i>
CO_2	CH_4	Méthanogenèse	<i>Methanococcus</i>

Tableau 3. Différents accepteurs d'électrons utilisés lors de la respiration anaérobie chez les bactéries

Certaines bactéries à respiration anaérobie (et les bactéries anaérobies strictes) le dioxygène est inutile et même souvent toxique. En effet le dioxygène peut par réaction chimique produire des ions superoxydes (O_2^-), des radicaux hydroxyle ($HO\cdot$) et du peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) qui peuvent oxyder des lipides et protéines de la cellule bactérienne. Ces bactéries n'ont pas d'enzymes de protection telles que la super oxyde dismutase, la catalase ou la peroxydase.

1.b.2.3 La fermentation.

Dans le cas d'une fermentation l'**accepteur final d'électron (et de protons) est une molécule organique** généralement endogène et le transfert des électrons à partir du substrat énergétique (= donneur d'électrons) se fait, sans **passer par une chaîne de transporteurs membranaires**, mais par simple couplage entre la réaction initiale d'oxydation et une réaction de phosphorylation : "phosphorylation au niveau du substrat"

La fermentation conduit à l'**accumulation de molécules organiques réduites** qui sont en général éliminés comme déchets dans le milieu de culture.

Cette partie du métabolisme énergétique est très complexe car les voies métaboliques et les réactions biochimiques sont très nombreuses et variées.

De nombreuses fermentations peuvent s'effectuer en anaérobiose car tous les électrons et protons issus de l'oxydation du substrat servent à réduire l'accepteur organique (cas de la fermentation homolactique). Pour d'autres fermentations, une partie seulement des

électrons et protons est ainsi utilisée : l'oxygène intervient comme accepteur complémentaire, de manière facultative (certaines fermentations hétérolactiques bactériennes) ou obligatoire (fermentation des pentoses par certaines levures).

La fermentation est utilisée par :

- les **bactéries aéro-anaérobies facultatives**, qui utilisent préférentiellement la **respiration** quand elle est possible ;
- les bactéries **anaérobies strictes** (ex : *Clostridium*).

Trois thèmes unificateurs doivent être gardés à l'esprit de l'étude des fermentations microbiennes :

- **le NADH est oxydé en NAD⁺**,
- l'accepteur d'électrons est souvent, soit le pyruvate, soit dérivé de pyruvate
- la phosphorylation oxydative ne peut pas fonctionner ce qui réduit significativement le rendement en ATP. Dans la fermentation, le substrat n'est que **partiellement oxydé**.

Le rendement énergétique des fermentations est inférieur à ceux des respirations :
respiration aérobie > respirations anaérobies > fermentations.

1.b.2.4 Incidence énergétique de L'aérobiose et de L'anaérobiose

Le métabolisme respiratoire << classique >> entraîne une dégradation complète du substrat, donc une libération importante d'électrons (et protons). Au contraire, la fermentation correspond à une oxydation incomplète et se traduira par une libération moindre d'électrons. Le nombre de couples d'électrons et de protons libérés, la nature de la chaîne d'oxydo-réduction et celle de l'accepteur conditionnent le rendement énergétique par le nombre d'ATP formés.

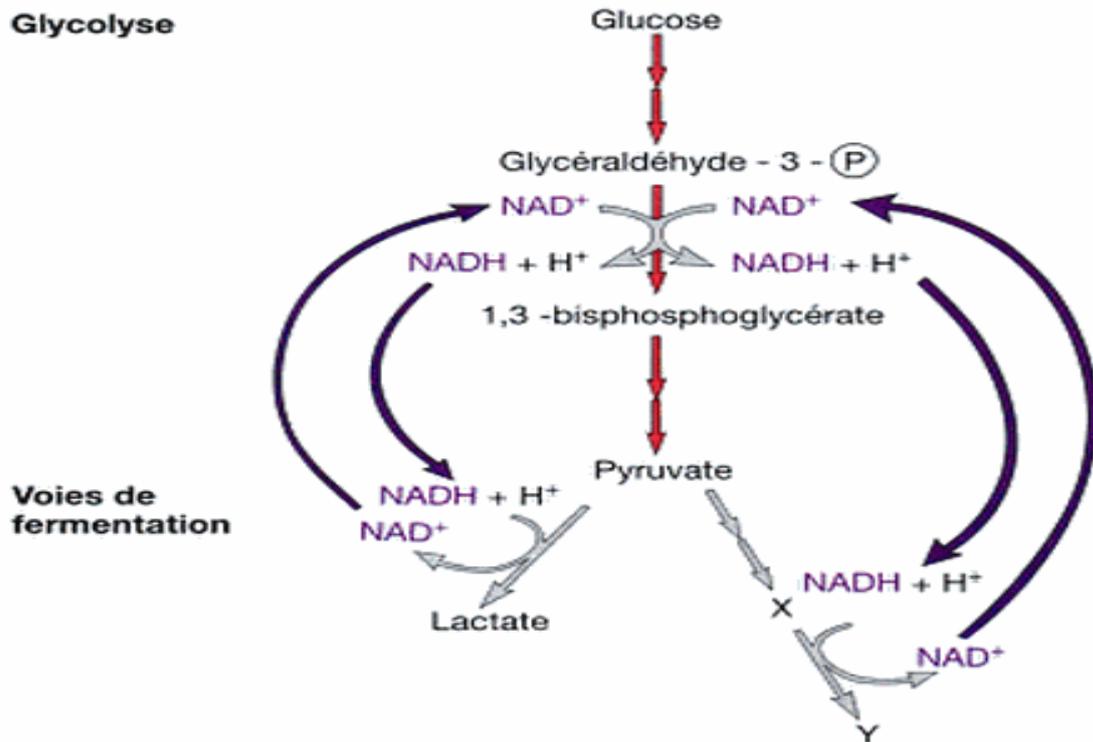
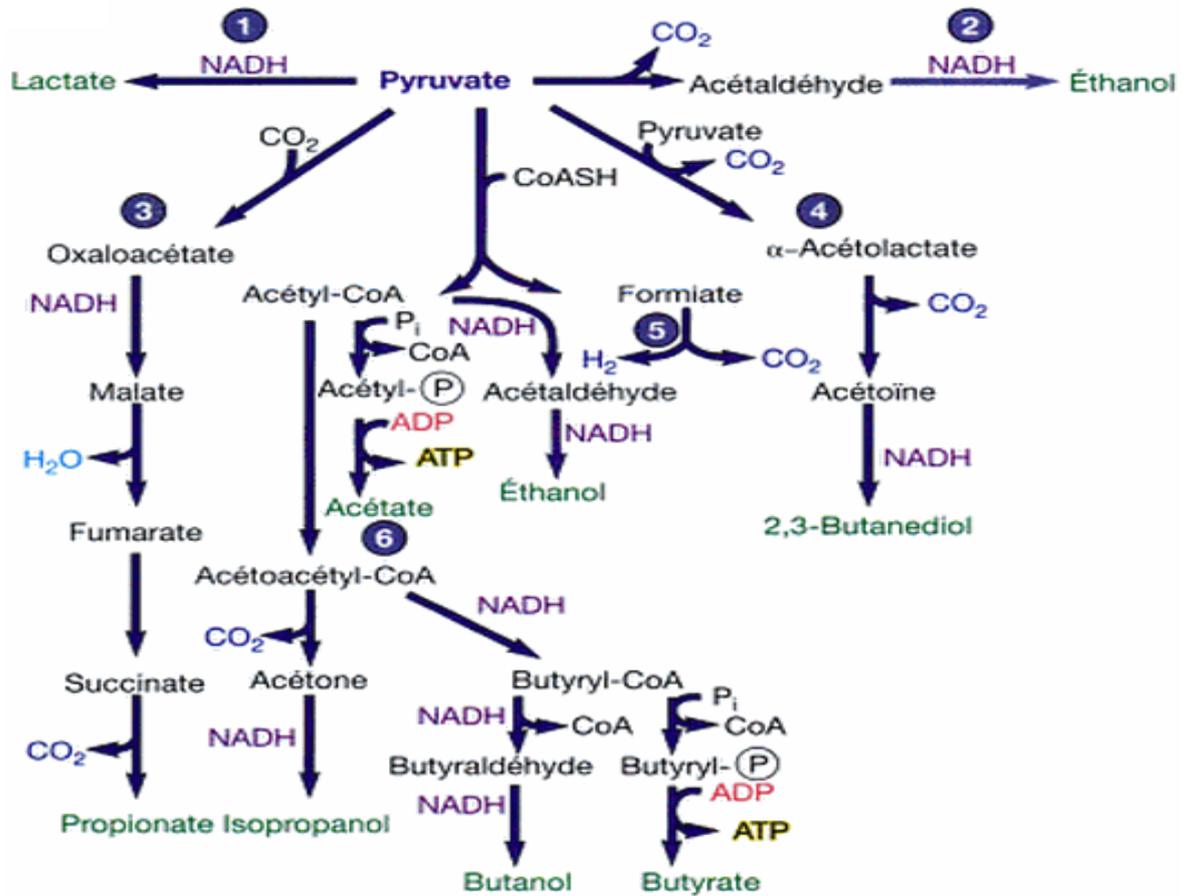


Fig. 13 : La ré- oxydation du NADH durant la fermentation. Le NADH provenant de la glycolyse est oxydé, lorsqu'il est utilisé pour réduire le pyruvate ou on dérivé du pyruvate(X). Le produit résultant est le lactate, soit un produit Y réduit.



1. Bactéries lactiques (*Streptococcus*, *Lactobacillus*), *Bacillus*
2. Levures, *Zymomonas*
3. Bactéries propioniques (*Propionibacterium*)
4. *Enterobacter*, *Serratia*, *Bacillus*
5. Bactéries entériques (*Escherichia*, *Enterobacter*, *Salmonella*, *Proteus*)
6. *Clostridium*

Fig. 14 : Quelques fermentations microbiennes courantes. Pour des raisons de simplicité, la figure ne montre que la fermentation du seul pyruvate, mais beaucoup d'autres molécules organique peuvent être fermentés. la plupart de ces voies ont été simplifiées par omission d'une ou plusieurs étapes intermédiaires. Le pyruvate et les produits finaux majeurs sont montrés en couleur.

1.b.3- Classification par rapport à la source de matière (le cas du carbone).

Suivant la nature organique (= molécule produite seulement par un être vivant) ou inorganique (dioxyde de carbone ou ions hydrogencarbonates) de la source de carbone prélevée dans le milieu par la bactérie, on décrit deux types nutritionnels différents :

a- l'autotrophie :

La source de carbone est le dioxyde de carbone (CO_2) de l'air ou les ions carbonates (CO_3^{-2}) et monohydrogène carbonates (HCO_3^-) du milieu. Les autotrophes sont très fréquents chez les chimiolithotrophes et l'ensemble des phototrophes. Ces bactéries vivent en saprophytes dans le milieu extérieur et sont généralement peu exigeantes en besoins nutritifs. Il existe des bactéries autotrophes facultatives (ex : *Pseudomonas*).

b- l'hétérotrophie :

La source de carbone est une molécule organique. Tous les chimioorganotrophes sont hétérotrophes.

Il est courant de parler de souche bactérienne **prototrophe**, quand la présence d'une seule source de carbone dans le milieu de culture est suffisante. Si plusieurs sources différentes de Carbone sont nécessaires, on parle alors de souche **auxotrophe**.

Chez les **chimioorganotrophes**, la source d'énergie et la source de carbone sont souvent identiques. Le glucose ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) est alors souvent la molécule carbonée la plus facilement utilisée (pratiquement tous les milieux de culture en bactériologie médicale contiennent du glucose).

Tableau 3 : Récapitulatif des différents types trophiques.

Classe du besoin	Nature du besoin	Type trophique
Source d'énergie	lumineuse	phototrophie
	chimique	chimiotrophie
Substrat énergétique	minéral	lithotrophie
	organique	organotrophie
Source de carbone	CO_2 (minérale)	autotrophie
	organique	hétérotrophie
Facteurs de croissance	non indispensables	prototrophie
	indispensables	auxotrophie

On peut aussi définir des types trophiques en conjuguant la source d'énergie et la source de carbone: chimioautotrophie et chimiohétérotrophie; photoautotrophie et photohétérotrophie.