

## CHAPITRE II: METABOLISME ENERGETIQUE DES MICROORGANISMES

### 2. Accepteur final d'électrons et types respiratoires

#### 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** ».

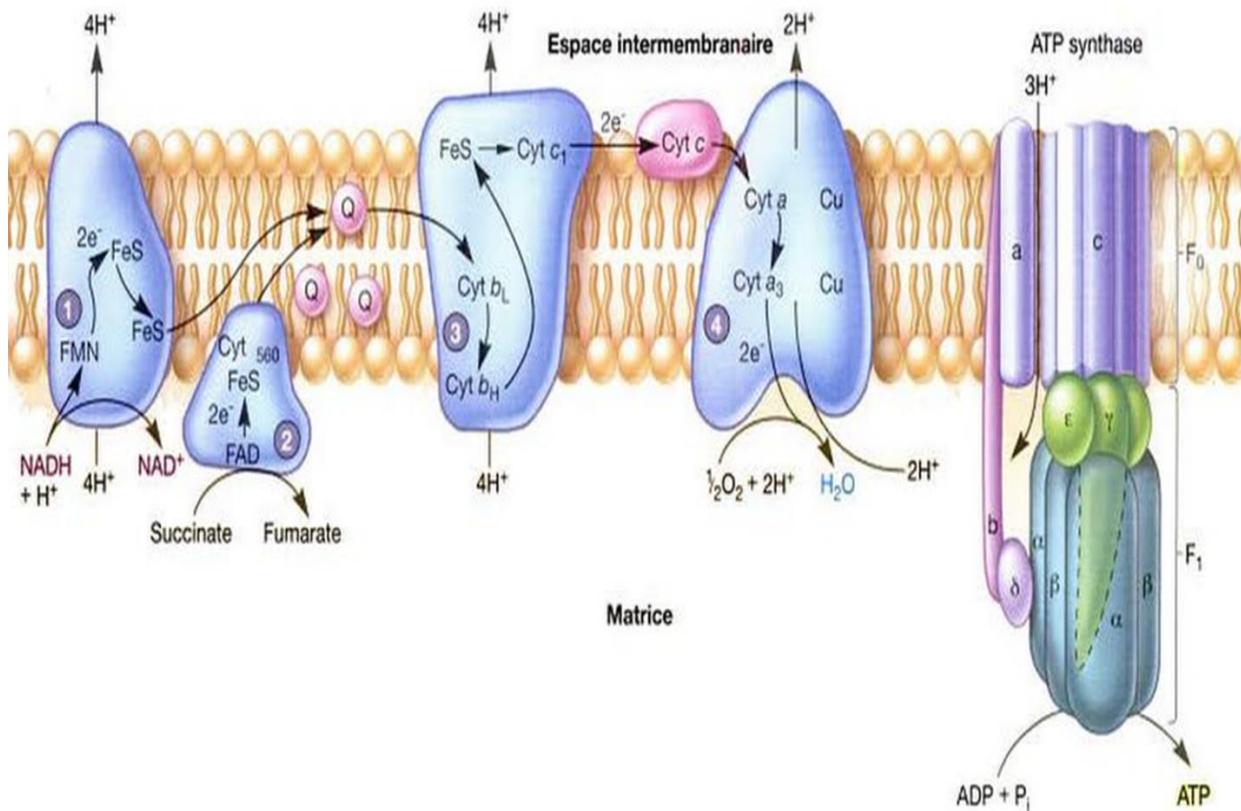
Les micro-organismes réalisant la respiration possèdent une chaîne de **transport électronique** « **chaîne respiratoire** » ou « **chaîne des Phosphorylations oxydatives** » liée à une membrane cellulaire.

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 (Fig. 10).

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.



**Figure 10 : 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 intermembranaire 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.

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

Tableau 01: Sélection de couples redox biologiquement importants

| Couple redox   | $E'_0$ (Volts) <sup>a</sup> |
|--|-----------------------------|
| $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2$   | -0,42                       |
| Ferrédoxine ( $\text{Fe}^{3+}$ ) + $\text{e}^- \rightarrow$ ferrédoxine ( $\text{Fe}^{2+}$ )   | -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                       |
| Acétaldéhyde + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ 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 <sup>b</sup>          |
| $\text{Oxaloacétate}^{2-} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{malate}^{2-}$  | -0,17                       |
| $\text{Fumarate}^{2-} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{succinate}^{2-}$   | 0,03                        |
| Cytochrome <i>b</i> ( $\text{Fe}^{3+}$ ) + $\text{e}^- \rightarrow$ cytochrome <i>b</i> ( $\text{Fe}^{2+}$ )                           | 0,08                        |
| $\text{Ubiquinone} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{ubiquinone H}_2$  | 0,10                        |
| Cytochrome <i>c</i> ( $\text{Fe}^{3+}$ ) + $\text{e}^- \rightarrow$ cytochrome <i>c</i> ( $\text{Fe}^{2+}$ )                           | 0,25                        |
| Cytochrome <i>a</i> ( $\text{Fe}^{3+}$ ) + $\text{e}^- \rightarrow$ cytochrome <i>a</i> ( $\text{Fe}^{2+}$ )                           | 0,29                        |
| Cytochrome <i>a</i> <sub>3</sub> ( $\text{Fe}^{3+}$ ) + $\text{e}^- \rightarrow$ cytochrome <i>a</i> <sub>3</sub> ( $\text{Fe}^{2+}$ ) | 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 <sup>c</sup>           |
| $1/2 \text{O}_2 + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2\text{O}$  | 0,82                        |

En principe, le rendement énergétique des chaînes de phosphorylation oxydative longues est supérieur à celui des chaînes courtes. Chez les bactéries, la présence d'ATPases gêne l'étude des rendements énergétiques.

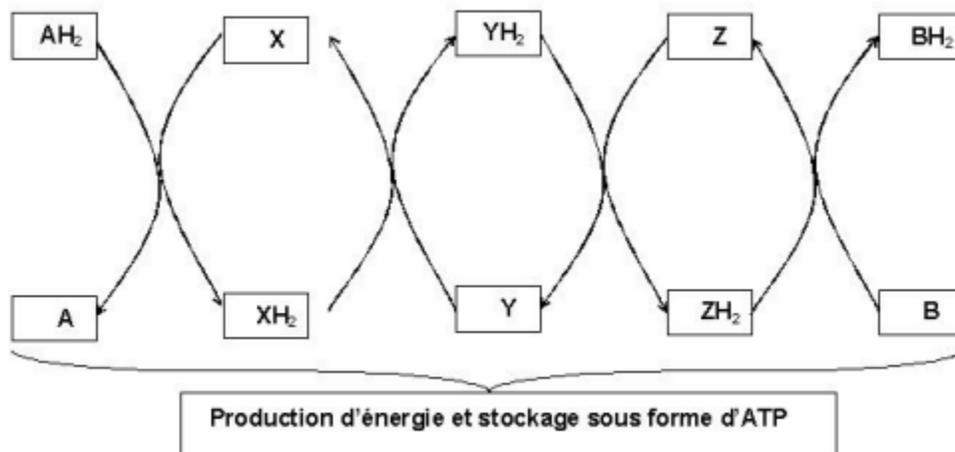
Il existe plusieurs classes de bactéries en fonction de leurs rapports avec l'**oxygène**, citons:

- **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.



**Figure 11: Représentation schématique de la chaîne respiratoire chez les bactéries**

AH<sub>2</sub> : 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.

## 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<sub>2</sub> ...**

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

**Tableau 02:** Différents accepteurs d'électrons utilisés lors de la respiration anaérobie chez les bactéries

| Accepteur d'électrons        | Produit final réduit   | Non du processus  | Exemple de microorganismes                |
|------------------------------|--|---|---|
| NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> | NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> , NH <sub>3</sub> ou N <sub>2</sub> | Respiration aérobie (dénitrification)                           | <i>Bacillus</i> ,<br><i>Pseudomonas</i> . |
| SO <sub>4</sub> <sup>-</sup> | S ou H <sub>2</sub> S  | Respiration anaérobie (réduction des sulfates)                  | <i>Desulfovibrio</i>                      |
| Fumarate                     | Succinate  | Respiration anaérobie utilise un accepteur d'électron organique | <i>Escherichia coli</i>                   |
| CO <sub>2</sub>              | CH <sub>4</sub>  | Méthanogenèse   | <i>Methanococcus</i>                      |

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<sub>2</sub><sup>-</sup>), des radicaux hydroxyle (HO.) et du peroxyde d'hydrogène (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) 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.

### 2.3. 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 les 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*).

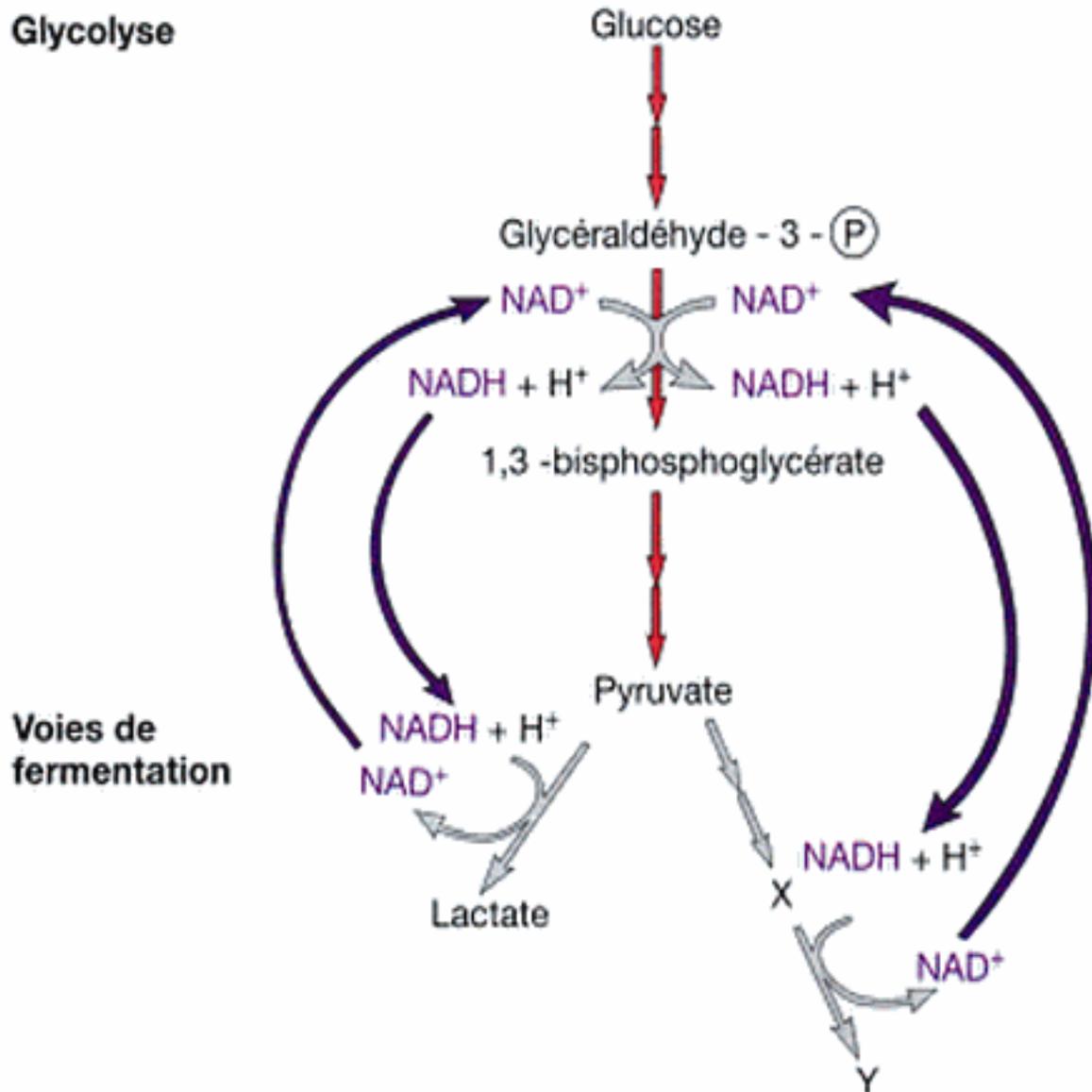
Trois thèmes unificateurs doivent être gardés à l'esprit de l'étude des fermentations microbiennes:

- **Le NADH est oxydé en NAD<sup>+</sup>**,
- 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 celui des respirations :**  
respiration aérobie > respirations anaérobies > fermentations.

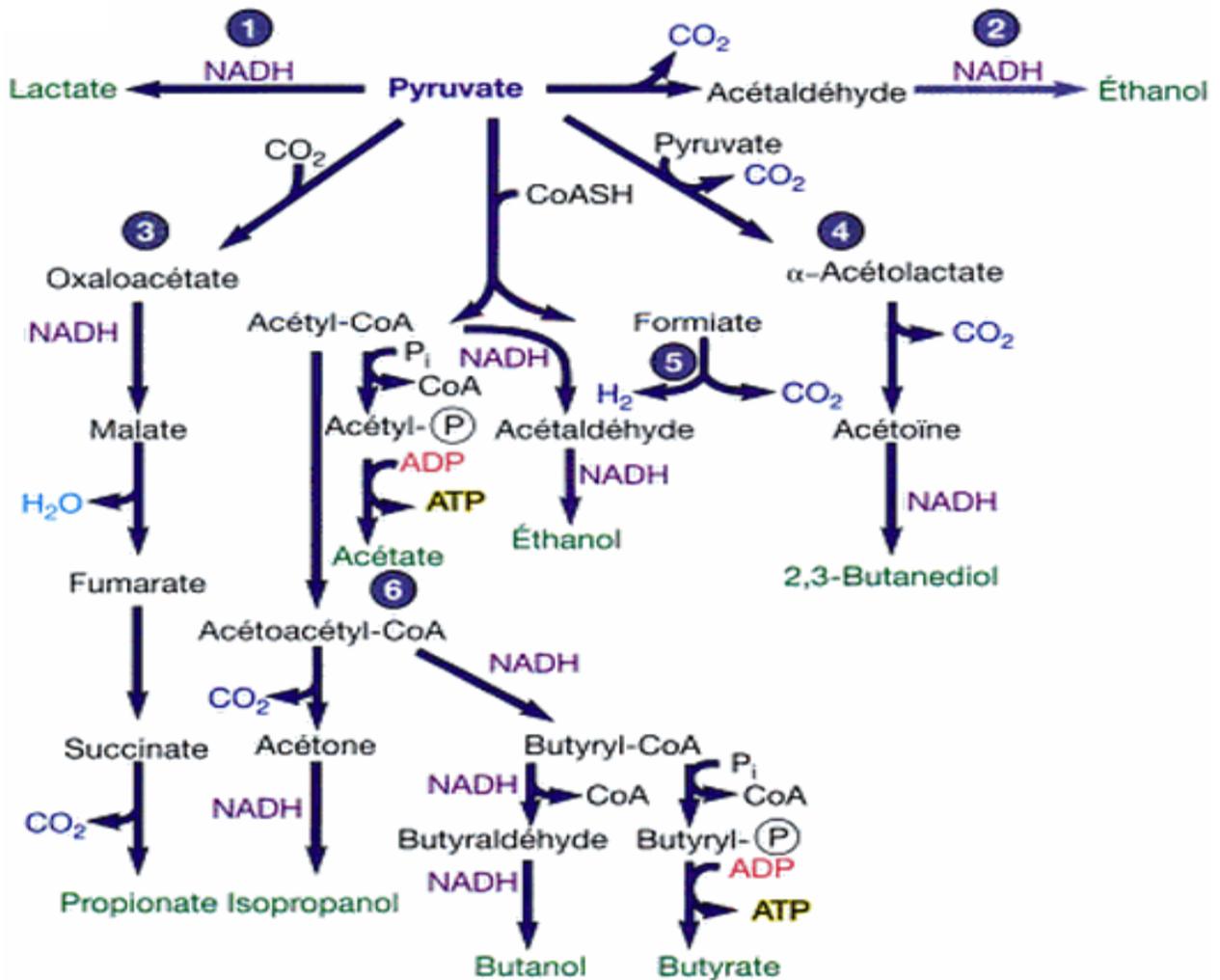
#### **2.4. Incidence énergétique de L'aérobiose et de L'anaérobiose**

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 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.



**Figure 13: 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*

#### Figure 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 organiques peuvent être fermentées. 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.