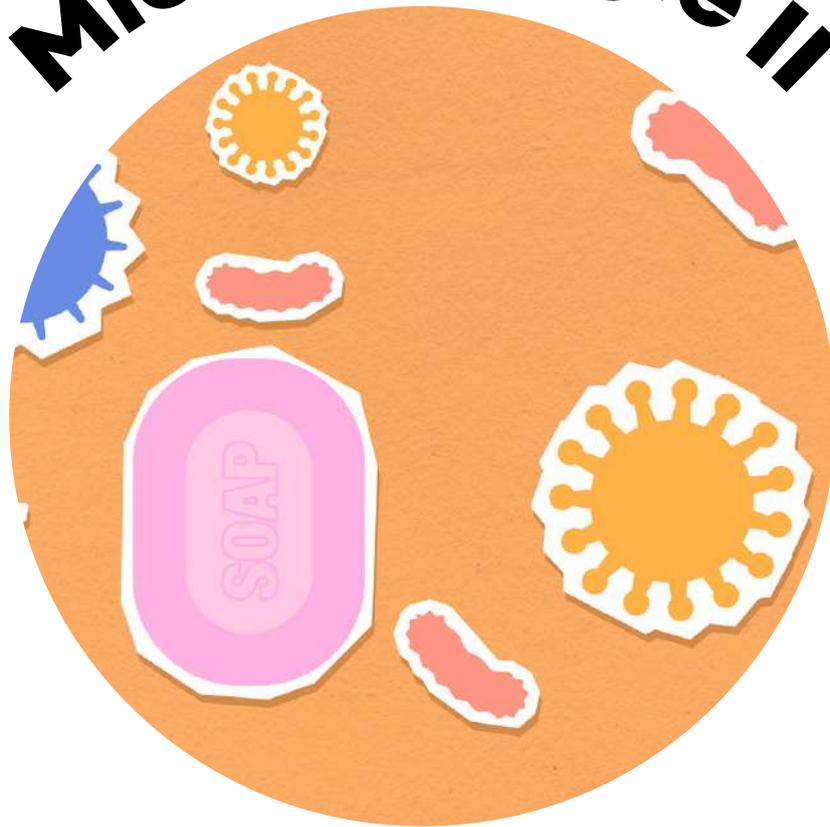


# Microbiologie II



## SCIENCES DE LA VIE



### Shop



- Cahiers de Biologie + Lexique
- Accessoires de Biologie



### Etudier



Visiter [Biologie Maroc](http://www.biologie-maroc.com) pour étudier et passer des QUIZ et QCM en ligne et Télécharger TD, TP et Examens résolus.



### Emploi



- CV • Lettres de motivation • Demandes...
- Offres d'emploi
- Offres de stage & PFE

# Métabolisme Microbien

- I. Production d'énergie

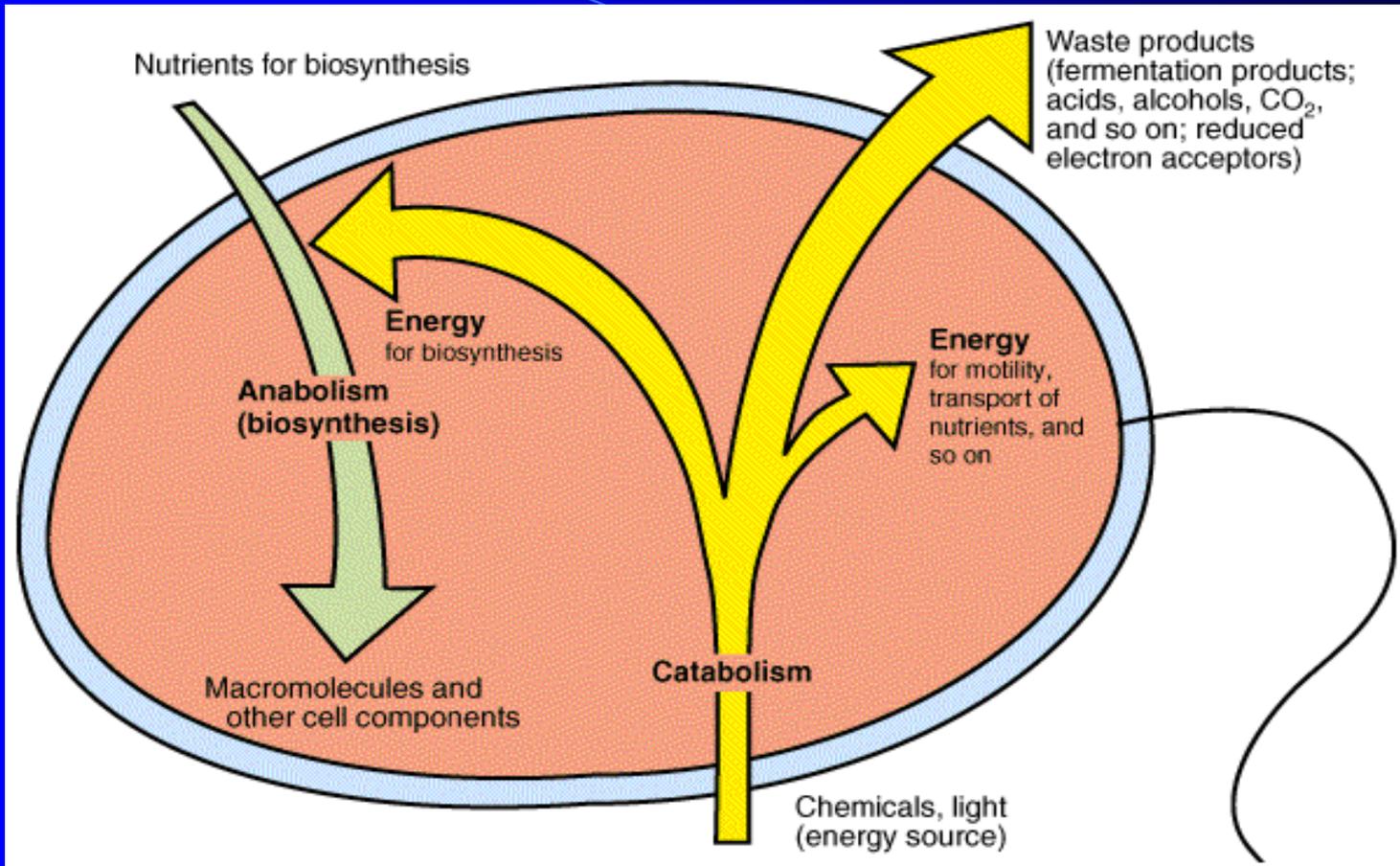
# 1. Introduction

- ➤ Les micro-organismes sont capables d'effectuer une grande diversité de réactions biochimiques qui se traduisent par
  - ➤ la dégradation,
  - ➤ la transformation
  - ➤ la production de substances organiques ou minérales
  - ➤ et par la production de biomasse;

- ➤ Pour leur vie,
- ➤ leur développement
- ➤ et l'expression de leurs propriétés, les microorganismes ont besoin d'énergie et d'éléments nutritifs.
- ➤ Les réactions de synthèse sont des réactions endergoniques.

- ➤ L'énergie nécessaire est tirée du milieu :
- - soit directement sous forme d'énergie lumineuse
- - soit indirectement sous forme d'énergie chimique par oxydation de substances minérales ou organiques.

- ➤ Le catabolisme est l'ensemble des réactions qui permettent la récupération d'énergie biologiquement utilisable et la production de métabolites.
- ➤ L'anabolisme est l'ensemble des réactions qui permettent les synthèses cellulaires à partir de métabolites de base issus du catabolisme et d'éléments du milieu.



- ➤ Les produits libérés par le métabolisme microbien au cours d'une phase de croissance sont appelés métabolites primaires.
- ➤ Le terme métabolite secondaire est utilisé dans le cas de produits spécifiques de l'anabolisme dont l'apparition n'est pas liée à la croissance.

- ➤ C'est dans la phase catabolique que les microorganismes montrent leur diversité nutritionnelle.
- ➤ La plupart des voies biosynthétiques des microorganismes ressemblent à leurs équivalents chez les organismes supérieurs.
- Le caractère unique du métabolisme microbien réside dans la **diversité des sources** à partir desquelles sont générés l'ATP et l'NADH.

## 2. Substrats ou sources d'énergie pour la respiration et substrats pour l'assimilation

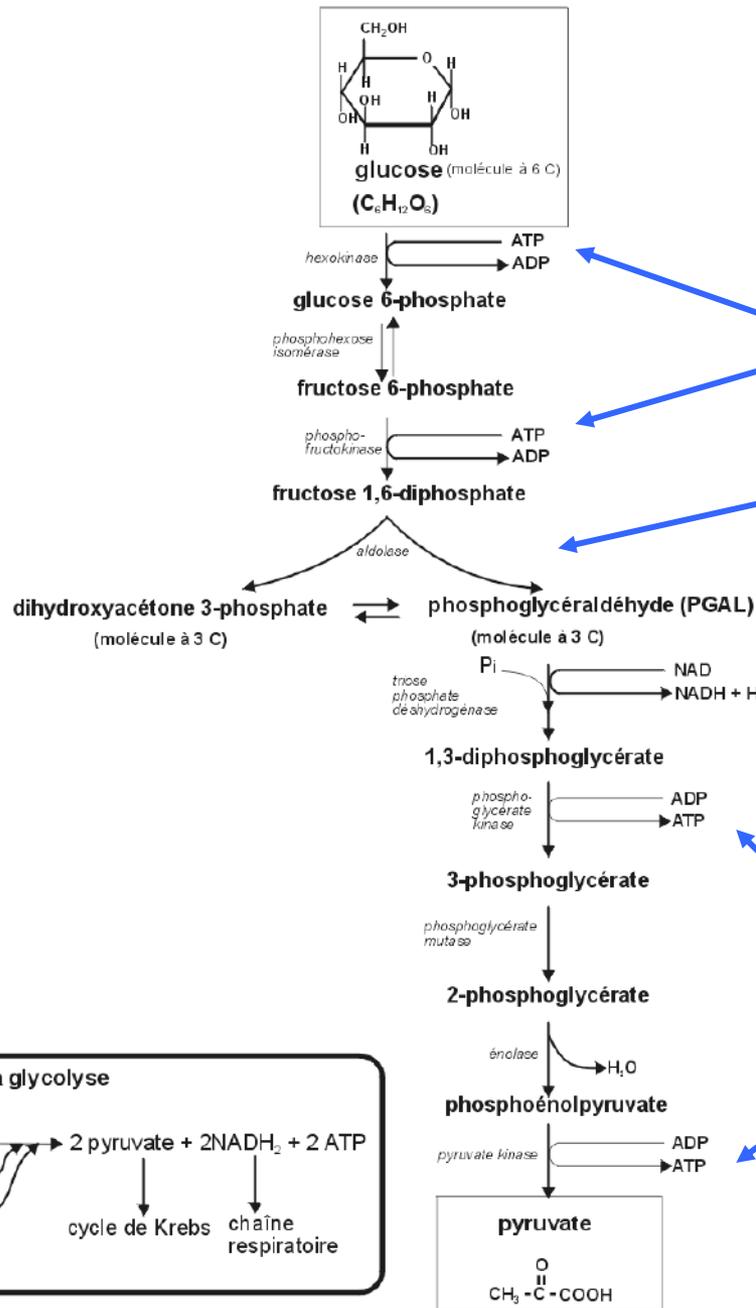
- ➤ Huit principaux types trophiques ont été définis chez les bactéries :
- ➤ - les bactéries **autotrophes**: utilisent un composé inorganique comme source de carbone
- ➤ - les bactéries **hétérotrophes**: utilisent un composé organique comme source de carbone
- ➤ - les bactéries **prototrophes**: n'exigent pas l'apport de facteurs de croissance
- ➤ - les bactéries **auxotrophes**: exigent l'apport de facteurs de croissance
- ➤ - les bactéries **phototrophes**: utilisent comme source d'énergie la lumière
- ➤ - les bactéries **chimiotrophes**: utilisent comme source d'énergie des composés organiques
- ➤ - les bactéries **lithotrophes**: utilisent comme donneur d'électrons un composé inorganique
- ➤ - les bactéries **organotrophes**: utilisent comme donneur d'électrons un composé organique

## **3. Production de l'énergie par les oxydations chimiques**

- **3.1. Dégradation du glucose en pyruvate**
- ➤ **Les microorganismes utilisent plusieurs voies métaboliques pour dégrader le glucose et d'autres sucres.**

- **3.1.1. Glycolyse**
- ➤ C'est la voie la plus commune de dégradation du glucose en pyruvate.
- ➤ On la trouve dans tous les groupes importants de microorganismes.
- ➤ Elle fonctionne en présence ou en absence d'O<sub>2</sub>.

# La glycolyse



**Bilan de la glycolyse**

1 glucose → 2 pyruvate + 2 NADH<sub>2</sub> + 2 ATP

2 NAD → 2 ADP + 2 Pi

↓ cycle de Krebs      ↓ chaîne respiratoire

**2 ATP consommés**

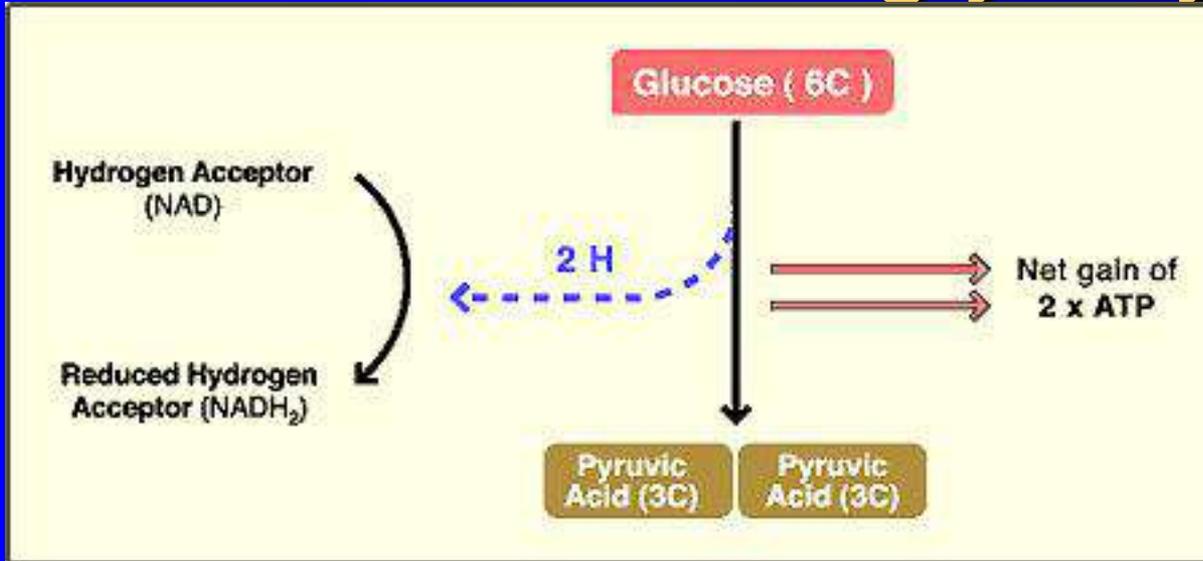
**Le glucose (C<sub>6</sub>) est brisé en 2 molécules à 3C (PGAL)**

**2 H<sup>+</sup> et 2 électrons arrachés**

**4 ATP produits (2 pour chacun des 2 PGAL produits)**

**Le PGAL est transformé en pyruvate (C<sub>3</sub>)**

# Bilan net de la glycolyse



**Conclusion : Presque toute l'énergie du Glucose est présente dans la molécule de Pyruvate.**

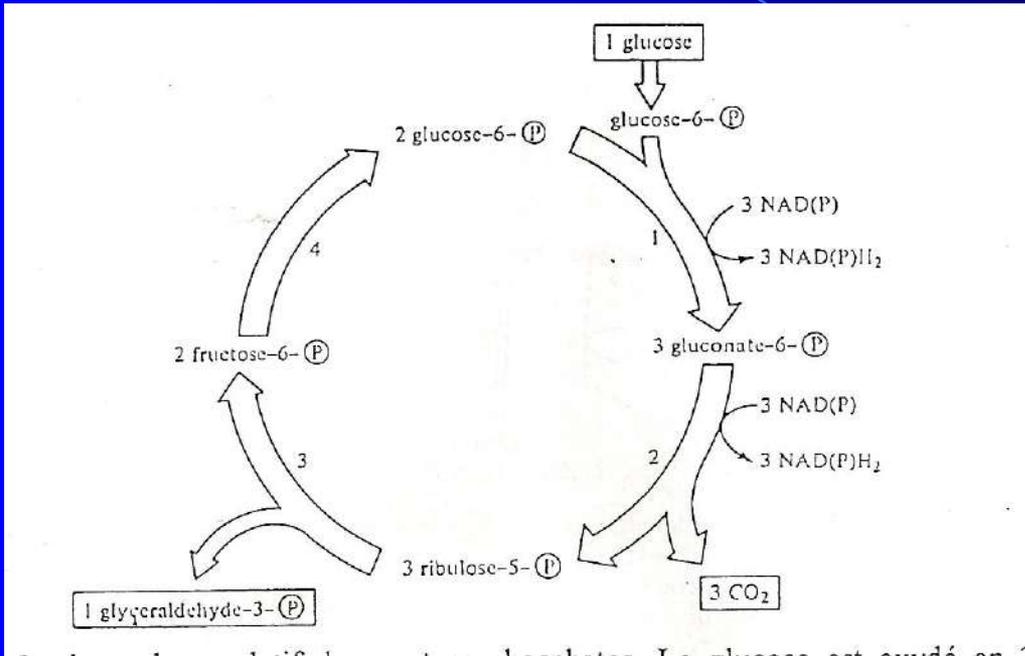
- ➤ Il existe des alternatives à la glycolyse chez une grande variété de microorganismes aérobies ou anaérobies.
- ➤ Elles se caractérisent par le fait que le glucose est oxydé en **acide phosphogluconique**, préalablement au clivage de la molécule.
- ➤ Ces voies sont empruntées soit de façon exclusive soit concurremment avec la glycolyse.

## 3.1.2. Voie des pentoses phosphates

- ➤ Cette voie peut être utilisée en même temps que la glycolyse.
- ➤ Elle opère soit en aérobiose, soit en anaérobiose.
- ➤ Elle est importante dans la biosynthèse aussi bien que dans le catabolisme.
- ➤ Elle joue un rôle fondamentale chez des bactéries aérobies qui sont dépourvues de la voie de la glycolyse (*Pseudomonas*, *Xanthomonas*).

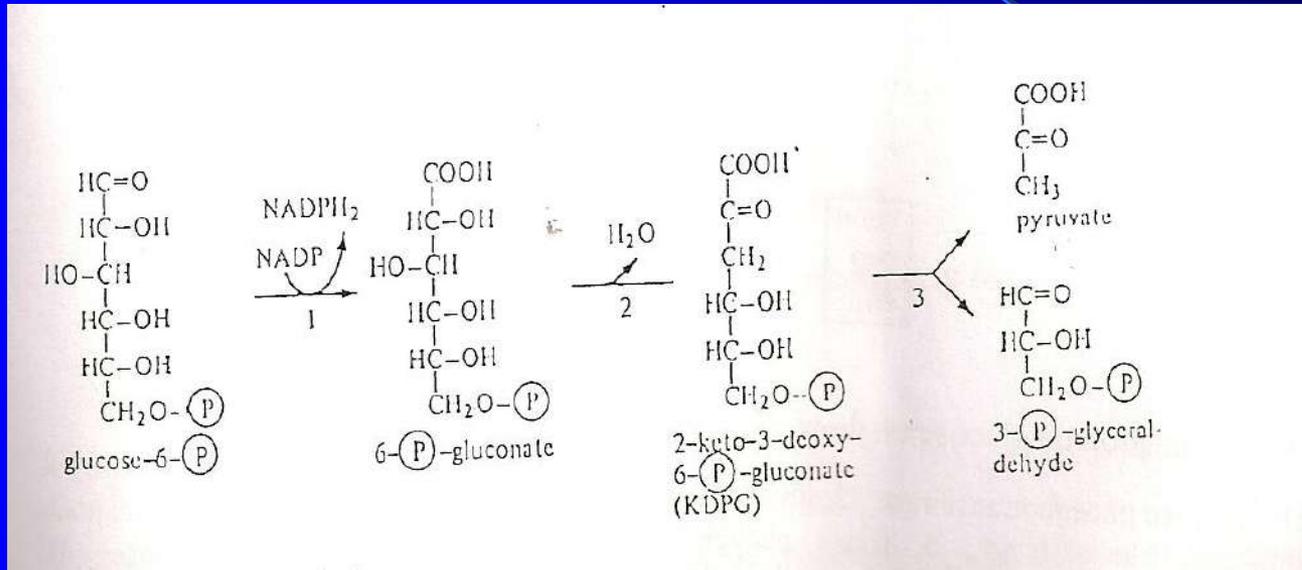
# Figure 2; le cycle oxydatif pentose phosphate.

Le glucose est oxydés en 3 CO<sub>2</sub> et glycéraldéhyde-3-phosphate



### 3.1.3. Voie d'Entner-doudoroff

Figure 3. Voie d'Entner Doudoroff



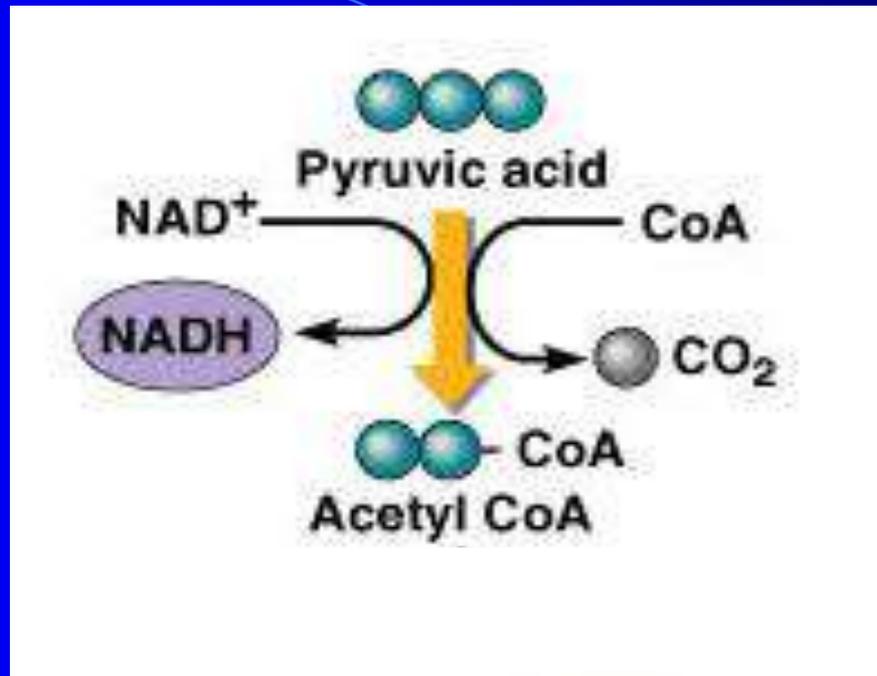
1. glucose-6-phosphate déshydrogénase ;
2. 2,6-phosphogluconate déshydratase ;
3. KDPG aldolase

- La voie d'Entner-Doudoroff dégrade le glucose en pyruvate et produit
- 1 ATP,
- 1 NADH
- et 1 NADPH par glucose métabolisé.

- ➤ Les bactéries pour la plupart possèdent les voies de la glycolyse et les pentoses phosphates, mais quelques une utilisent la voie d'Entner-Doudoroff au lieu de la voie de la glycolyse.
- ➤ On trouve la voie d'Entner-Doudoroff chez les *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Agrobactérium* et quelques autres bactéries Gram-.
- ➤ Chez les *Pseudomonas*, Cette voie est utilisée conjointement avec celle des pentoses phosphates.
- ➤ *Zymomonas mobilis* utilise cette voie pour la fermentation anaérobie du glucose.

## 3.2. Oxydation du pyruvate

- ➤ Le pyruvate est principalement oxydé en AcétylCoA.
- ➤ Le pyruvate est transformé en AcétylcoA par décarboxylation oxydative.
- ➤ La réaction est catalysé par plusieurs enzymes agissant de façon séquentielle dans un complexe multienzymatique : Pyruvate déshydrogenase.



## D'autres réactions d'oxydation de pyruvate ont été décrites chez les microorganismes :

- 1.  $\text{Pyruvate} + \text{CoA} + 2 \text{Fd} \rightarrow \text{Acétyl CoA} + 2 \text{FdH} + \text{CO}_2$
- catalysée par la pyruvate ferrédoxine oxydoréductase est rencontrée chez les *Clostridium*
- 2.  $\text{Pyruvate} + \text{CoA} \rightarrow \text{Acétyl CoA} + \text{Formate}$
- catalysée par la pyruvate formate lyase est rencontrée chez les entérobactéries.
- 3.  $\text{Pyruvate} \rightarrow \text{Acétaldehyde} + \text{CO}_2$
- catalysée par la pyruvate décarboxylase est rencontrée chez les levures et certaines bactéries.

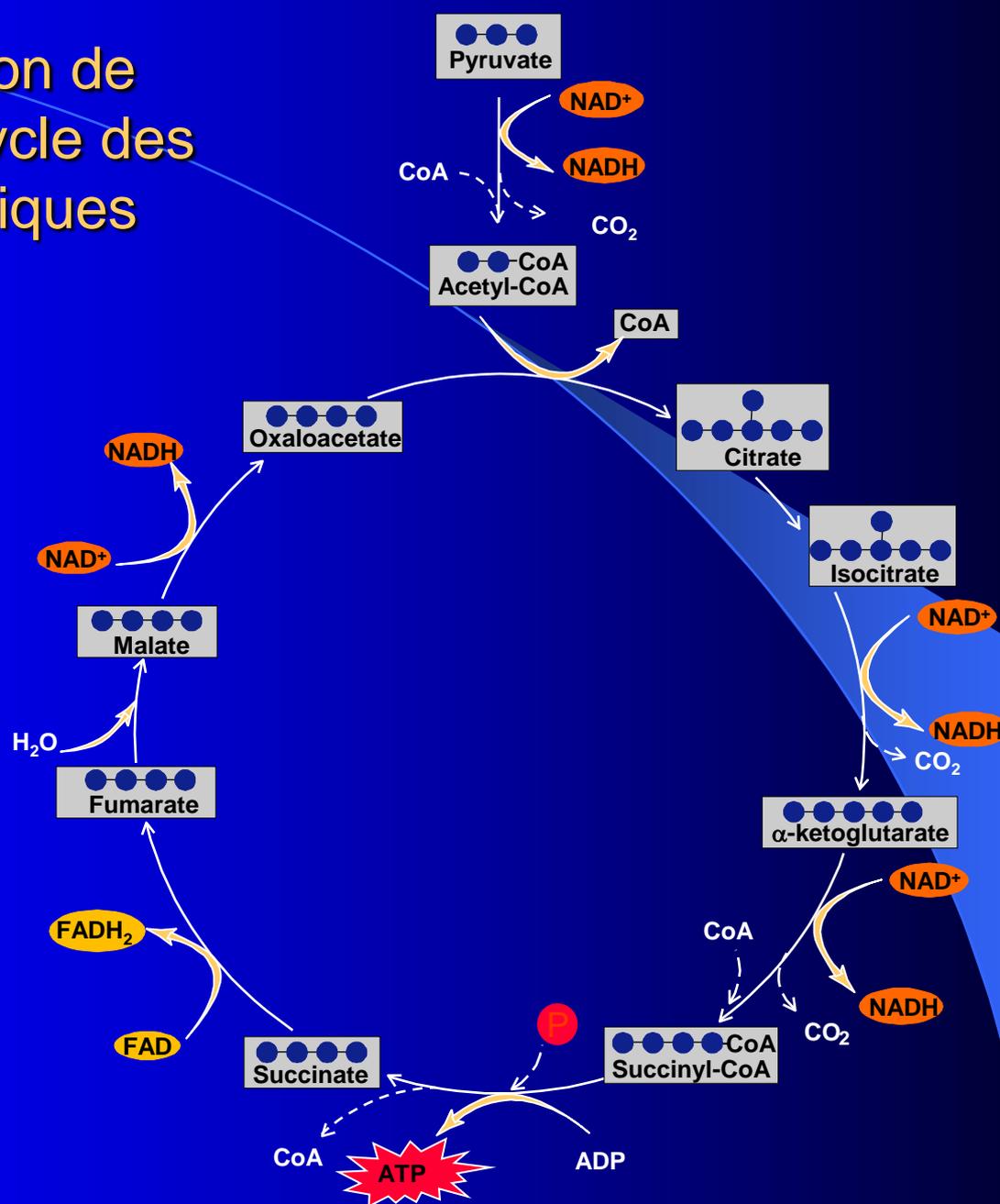
### 3.3. Oxydation de l'AcétylCoA

- L'AcétylCoA provient du catabolisme de nombreux glucides, lipides et acides aminés.
- AcétylCoA est le substrat du cycle des acides tricarboxyliques.

# Figure 4. Oxydation de l'acétylCoA via le cycle des acides tricarboxyliques

● Pour chaque molécule de glucose →

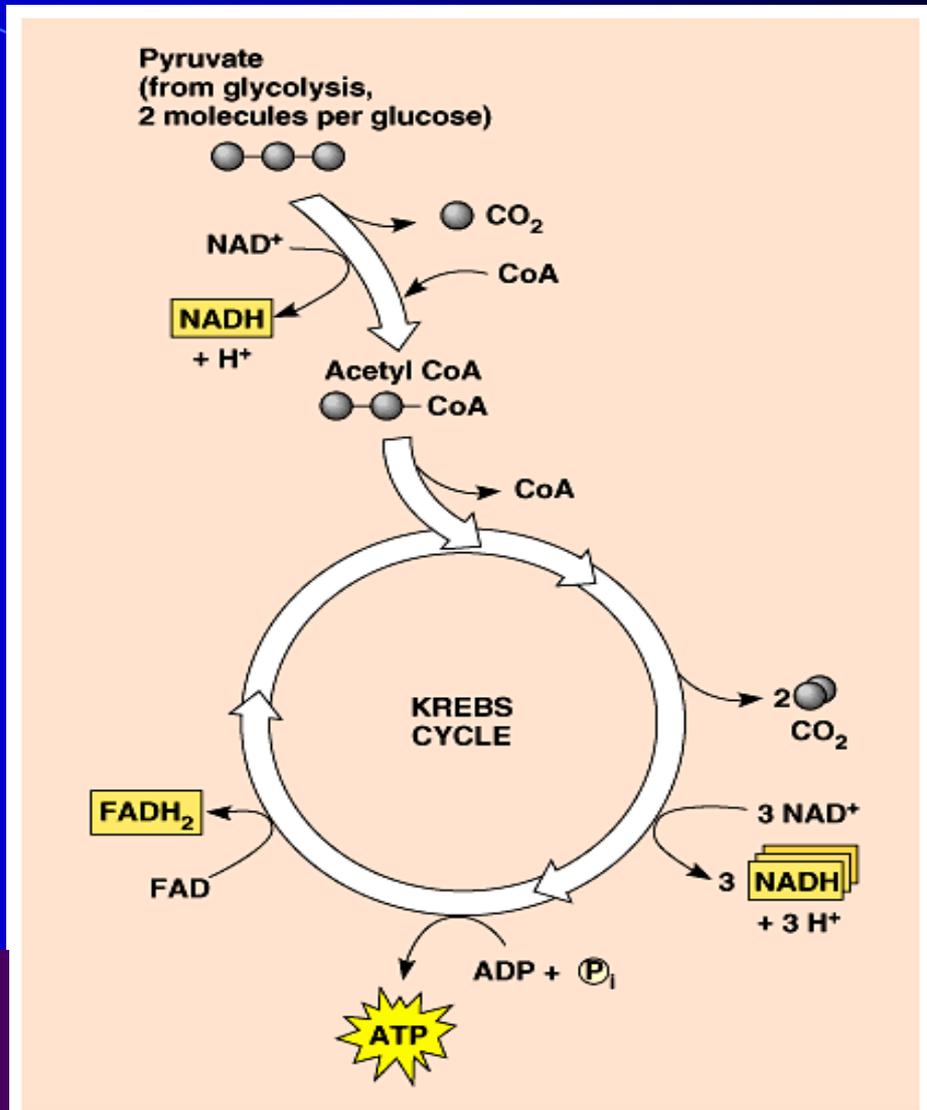
- 4 CO<sub>2</sub>
- 6 NADH
- 2 FADH<sub>2</sub>
- 2 ATP



Obtention de **très peu d'ATP** de manière directe.

Génération de **beaucoup de pouvoir réducteur** (NADH et  $\text{FADH}_2$ ).

Ce pouvoir réducteur est pris en charge par la **chaîne respiratoire**



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

- ➤ Le acides tricarboxyliques est fonctionnel chez de nombreux microorganismes aérobies.
- ➤ Il est une source important d'énergie.
- ➤ Les microorganismes dépourvus de cycle complet, possèdent la plupart des enzymes car une des fonctions principales du cycle est de fournir les squelettes carbonés nécessaires aux biosynthèses.

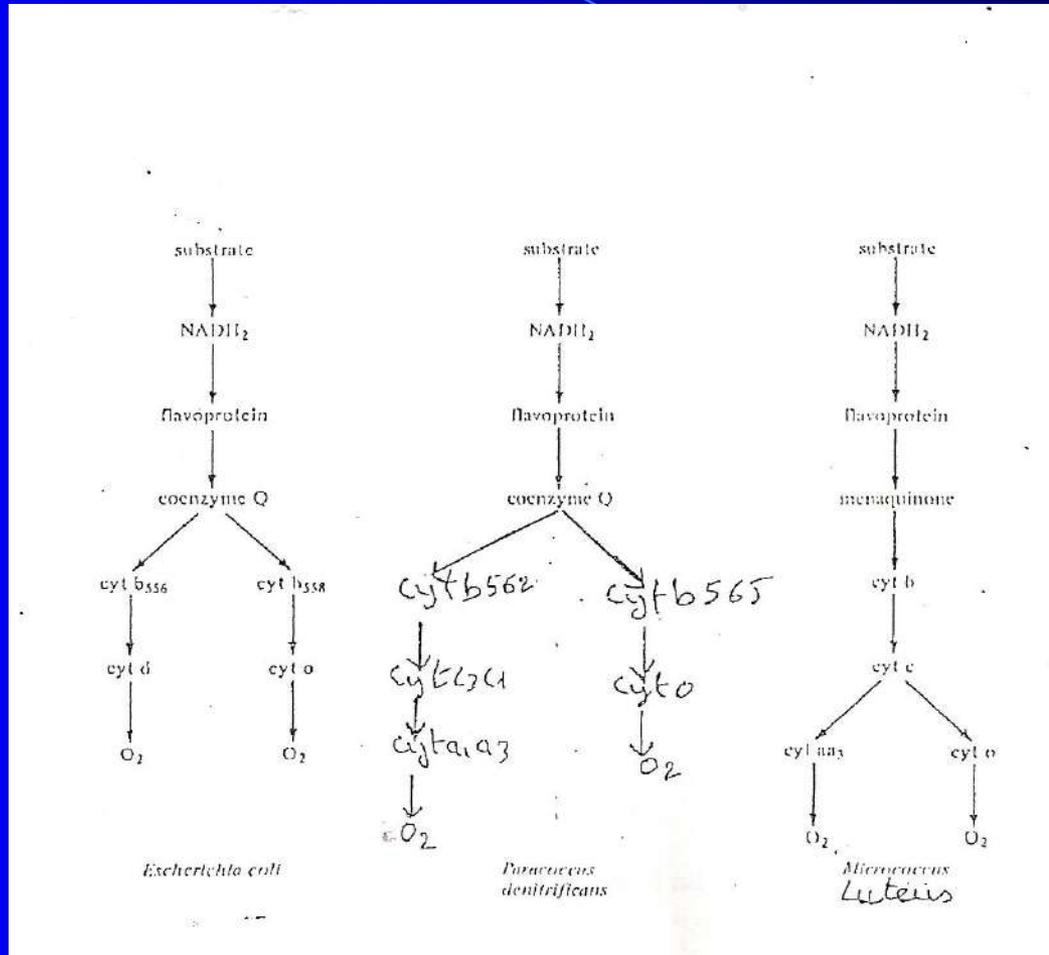
## 3.4. Transport des électrons et la phosphorylation oxydative

- ➤ La plus grande partie de l'ATP produite en aérobiose provient de l'oxydation du NADH et du FADH<sub>2</sub> dans la chaîne de transport des électrons.

### 3.4.1. Chaîne de transport des électrons

- ➤ La chaîne de transport des électrons est composée d'une série de transporteurs d'électrons qui agissent ensemble pour transférer les électrons de donneurs tel que le NADH et le FADH aux accepteurs tel que l'O<sub>2</sub>.
- ➤ Les transporteurs de la chaîne de transfert des électrons sont localisés dans la membrane plasmique des bactéries.
- ➤ Bien que quelques chaînes bactériennes ressemblent à celles des mitochondries, elles sont souvent différentes.
- ➤ Elles varient au niveau des transporteurs d'électrons et sont parfois ramifiées.

# Figure 5. Composants de la chaîne respiratoire de trois bactéries

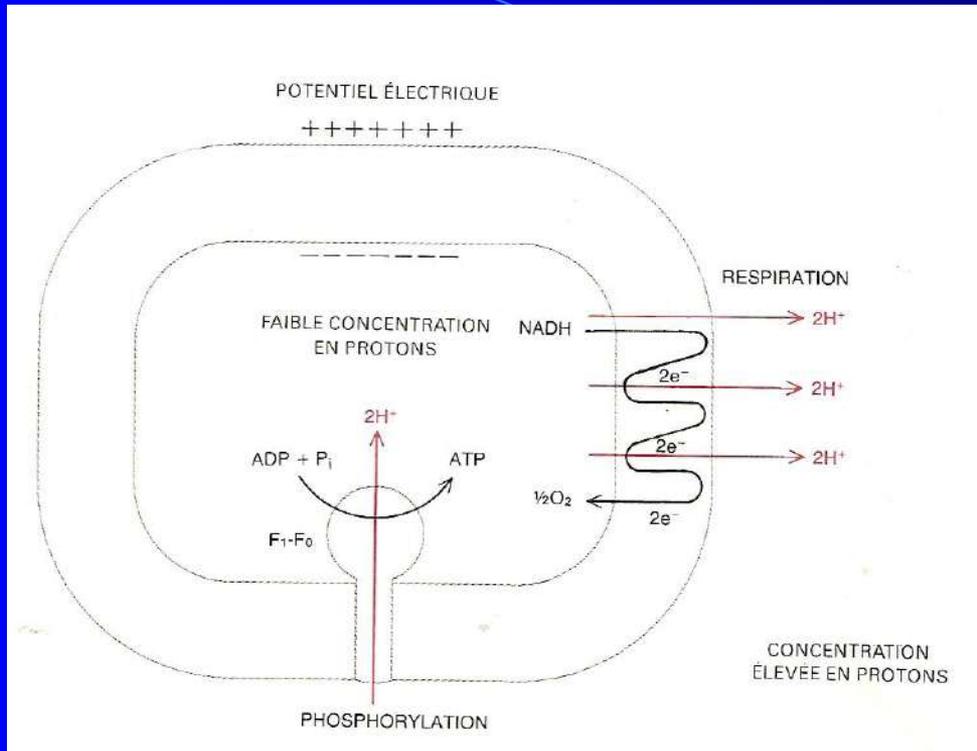


- ➤ Chez les bactéries la respiration peut se faire aux dépens de l'oxygène mais aussi d'autres composés minéraux comme les nitrates.
- ➤ Le rendement énergétique des chaînes longues est supérieur à celui des chaînes courtes.

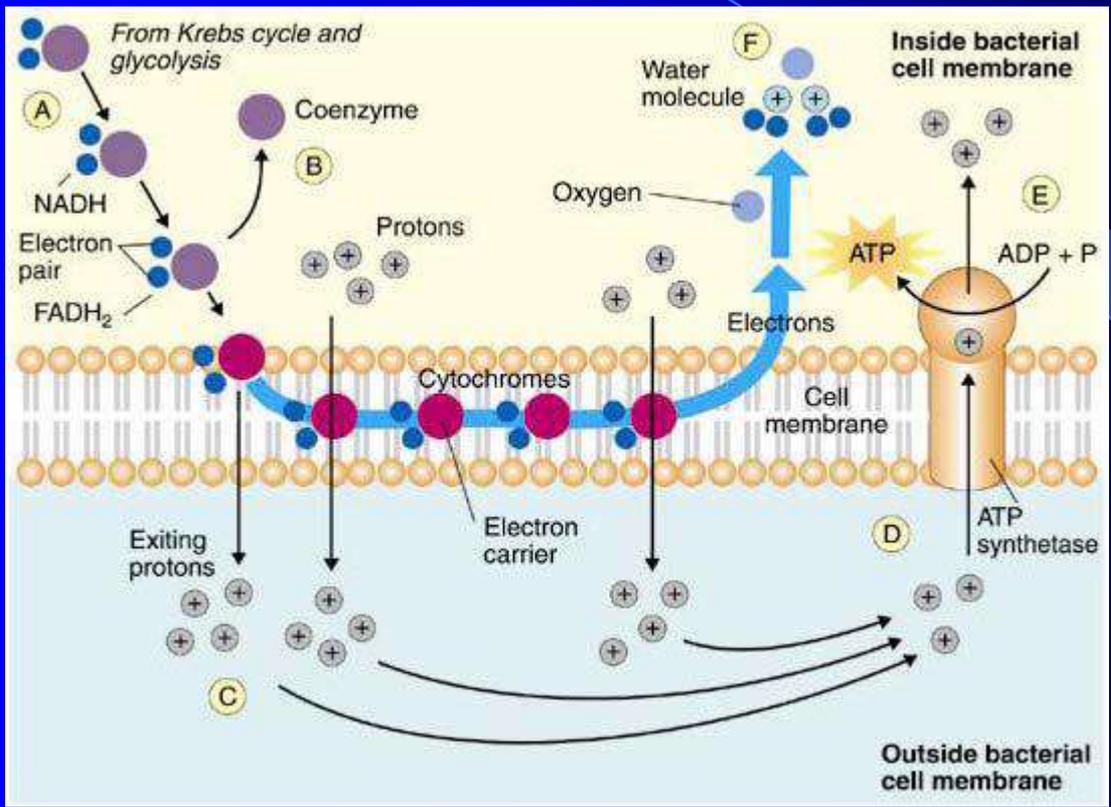
## 3.4.2. Phosphorylation oxydative

- ➤ On appelle phosphorylation oxydative le processus permettant la synthèse d'ATP à partir de l'énergie libérée lors du transport des électrons.
- ➤ Selon la théorie chimiosmotique, la chaîne de transport des électrons est organisée de sorte que
- ➤ pendant son fonctionnement, les  $H^+$  soient transférés à l'extérieur de la matrice mitochondriale permettant la création d'une force proton –motrice constituée d'un gradient de protons et d'un potentiel membranaire dû à la distribution inégale des charges.
- ➤ Lorsque des protons retournent dans la matrice de l'ATP est synthétisé.

## Figure 6 . La phosphorylation oxydative



On pense qu'un processus semblable a lieu chez les bactéries. Le flux d'électrons provoquent l'expulsion des  $H^+$  au travers de la membrane plasmique.



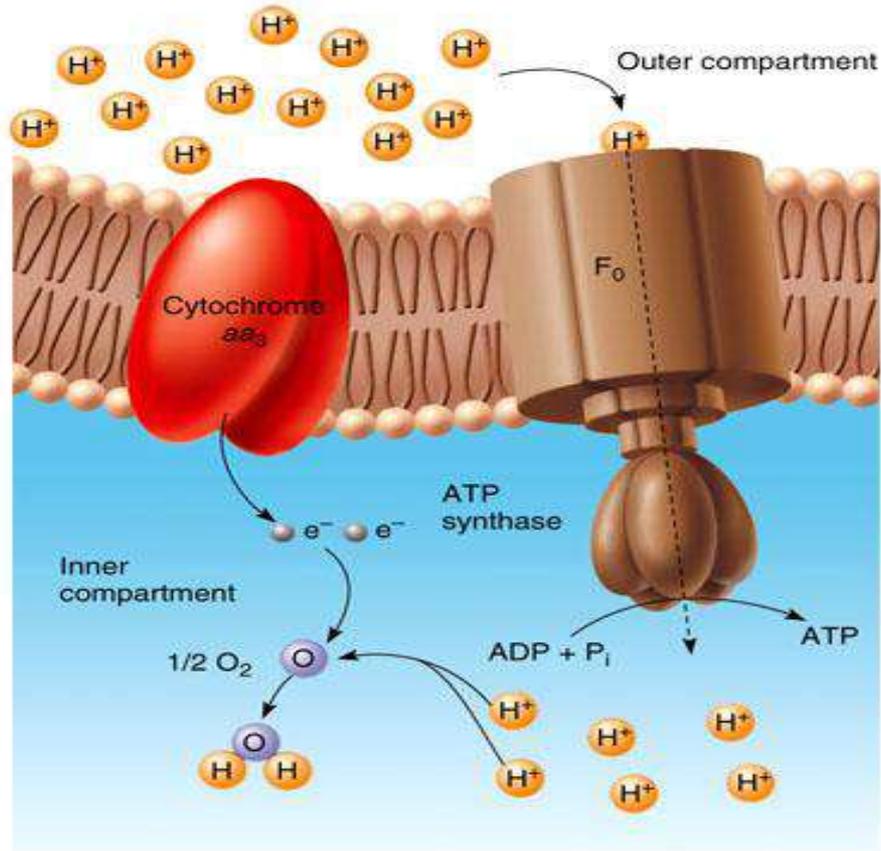
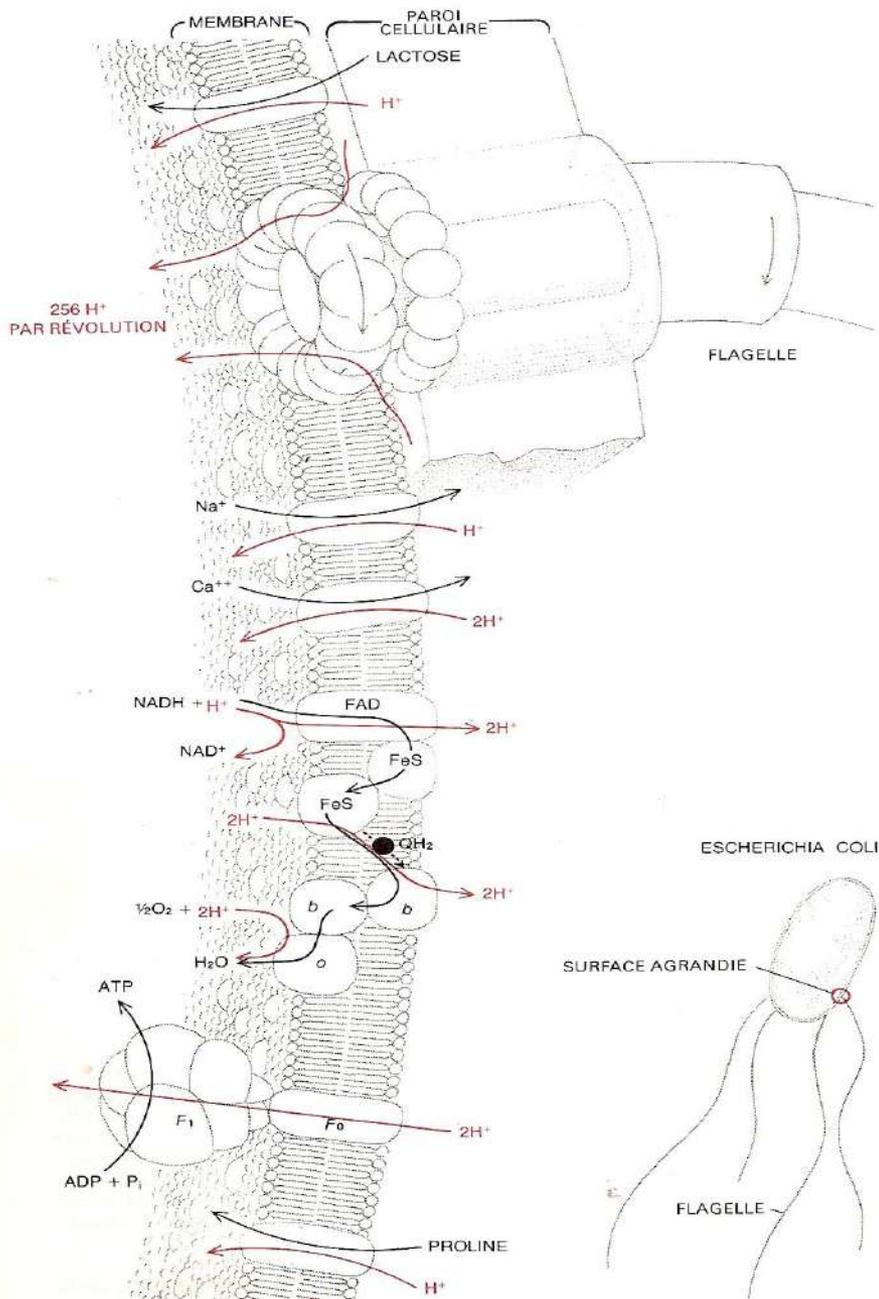


Figure 7. Chaîne respiratoire d'*Escherichia coli*

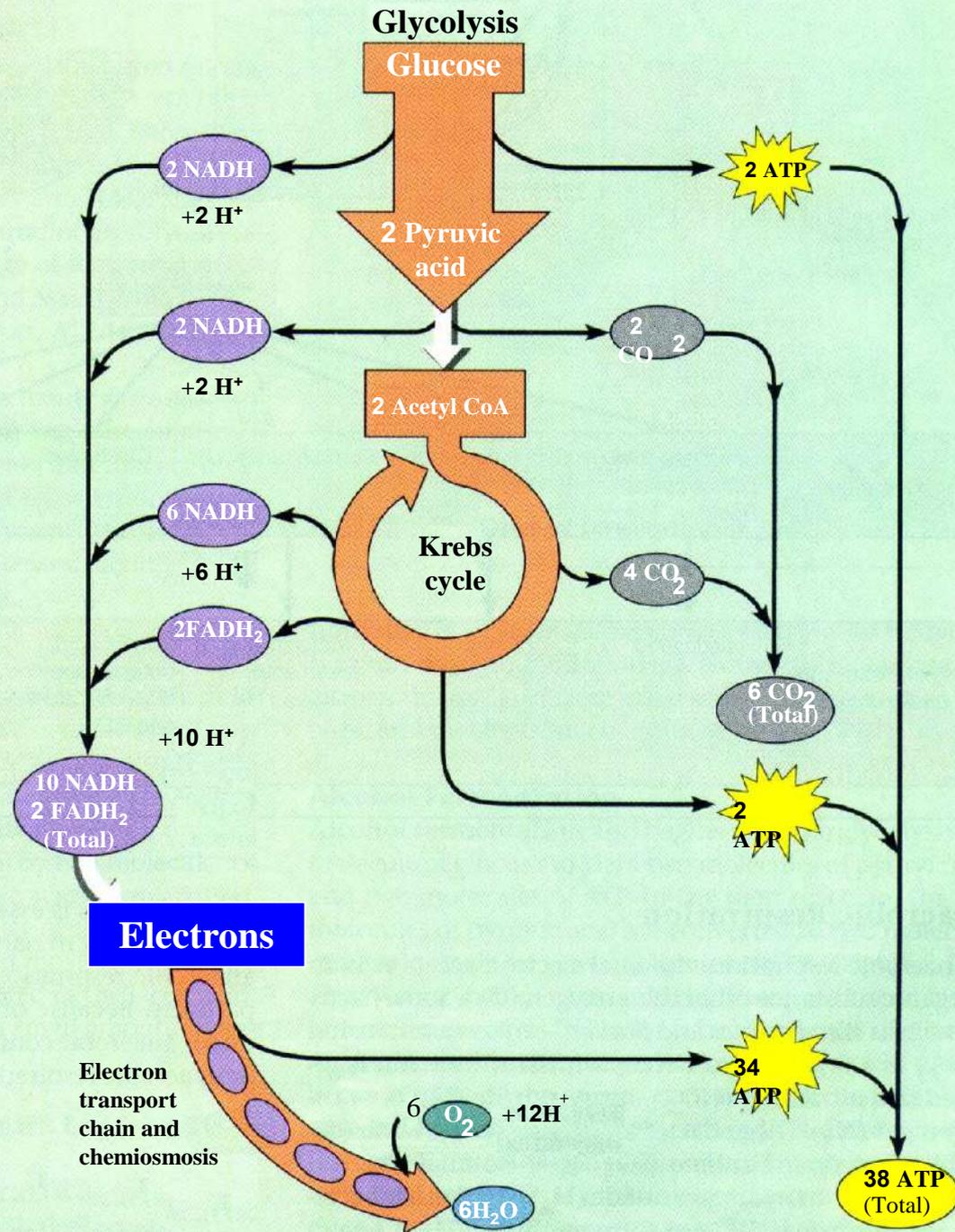
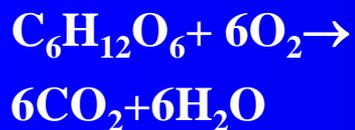


# Respiration Aérobie

\*Substrat organique totalement oxydé en  $\text{CO}_2$  et  $\text{H}_2\text{O}$  en présence de l' $\text{O}_2$

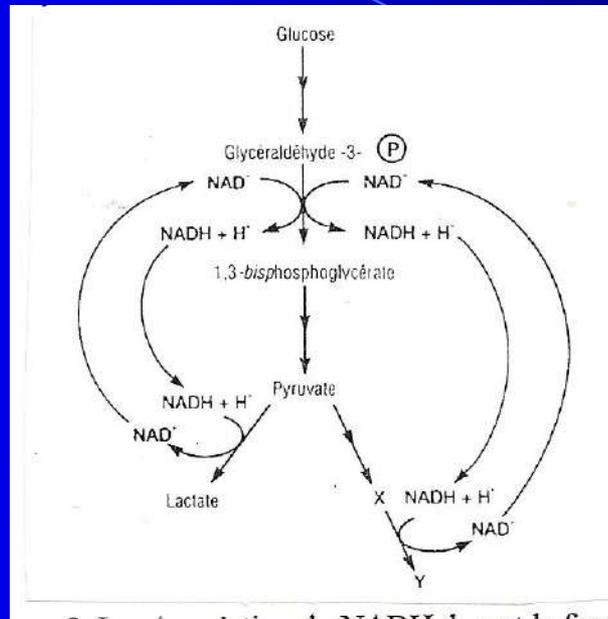
\*Production d'ATP par phosphorylation oxydative

\*Rendement en ATP très élevé



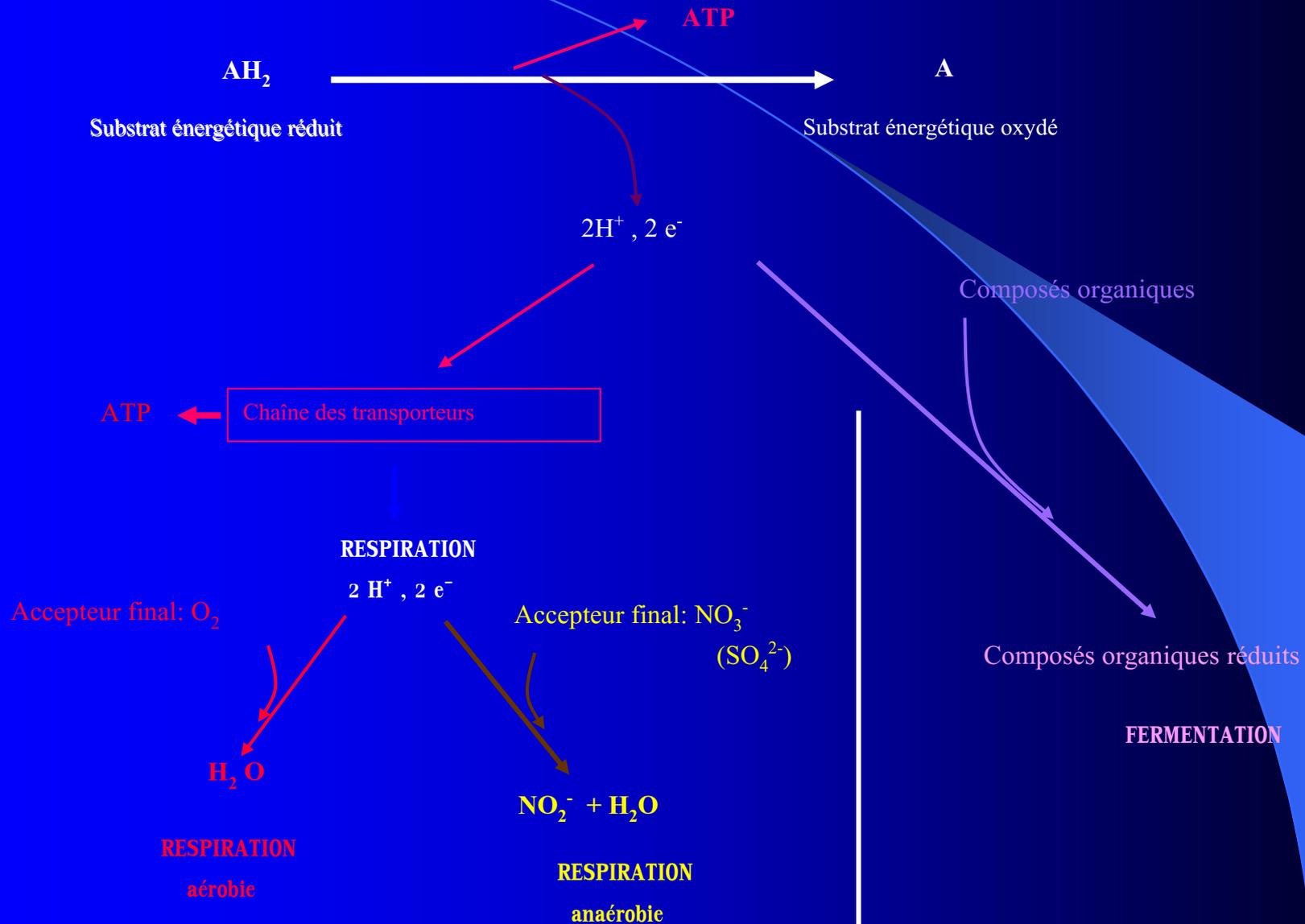
# 3.5.Fermentation

- **En absence d'O<sub>2</sub> le NADH n'est pas oxydé par la chaîne de transport d'électrons.**
- **Le NADH doit être réoxydé en NAD+.**
- **Si le NAD+ n'est pas régénéré, l'oxydation du glycéraldéhyde 3-P s'arrêtera et la glycolyse n'aura pas lieu.**
- **De nombreux microorganismes résolvent ce problème en utilisant le pyruvate ou un de ses dérivés comme accepteurs d'électrons dans la réoxydation du NADH.**



**Figure 8.** La réoxydation du NADH durant la fermentation

# Schéma général du métabolisme énergétique



- Production d'énergie sans utilisation d'oxygène
- Le donneur et l'accepteur final d'électrons sont des composés organiques
- Produit beaucoup moins d'énergie : 2 ATP par molécule de glucose contre 38 pour la respiration
- L'ATP est produit par phosphorylation au niveau du substrat
- Plusieurs types : fermentation lactique, fermentation alcoolique, fermentation acides mixtes, etc.

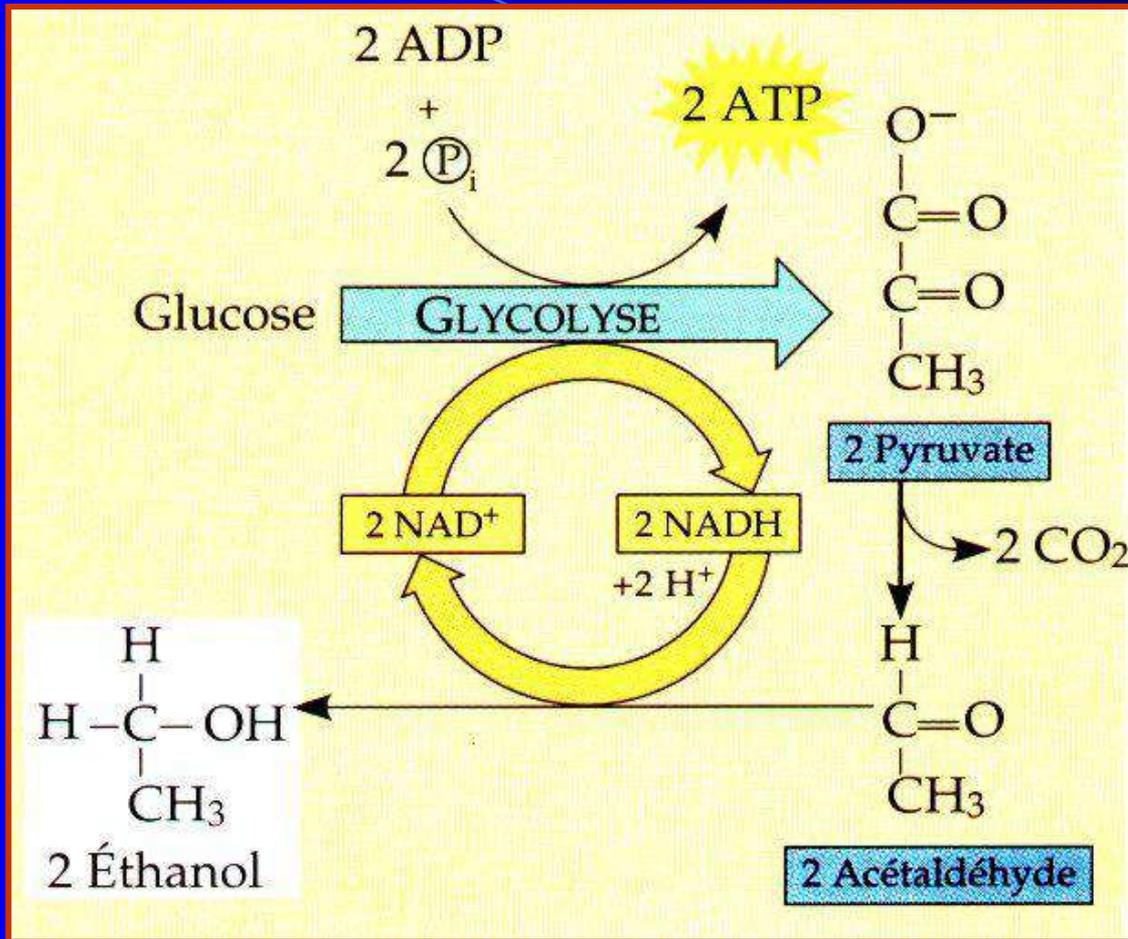
- **3.5.1. Fermentation alcoolique**

# a. Fermentation alcoolique chez les levures

La fermentation alcoolique est très répandue chez les levures  
(*Saccharomyces cerevisiae*)

- La glycolyse constitue la première étape de la fermentation des levures.

# Fermentation alcoolique

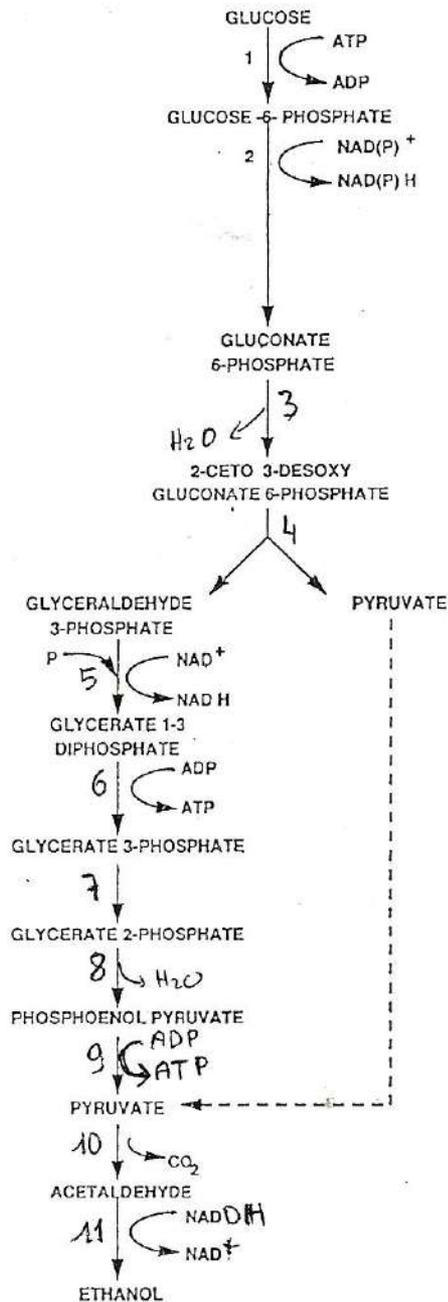


La transformation du pyruvate en acétaldéhyde puis en alcool permet de redonner du  $\text{NAD}^+$  à partir du  $\text{NADH}$



## **b. Fermentation alcoolique chez les bactéries**

- Dans le cas de *Zymomonas mobilis* la dégradation de glucose en éthanol se fait par la voie d'Entner Doudoroff (ED)



- Enzymes :**
- 1 = glucokinase ;
  - 2 = glucose 6 P-déshydrogénase ;
  - 3 = 6 P-gluconate déshydratase ;
  - 4 = 2-céto 3-désoxy 6 P-gluconate aldolase ;
  - 5 = glycéraldéhyde P-déshydrogénase ;
  - 6 = P-glycérate kinase ;
  - 7 = P-glycérate mutase ;
  - 8 = émolase ;
  - 9 = pyruvate kinase ;
  - 10 = pyruvate décarboxylase ;
  - 11 = alcool déshydrogénase

**Figure 10.**  
 Fermentation du  
 glucose en  
 éthanol et CO<sub>2</sub>  
 par *Zymomonas*  
*mobilis*

Glucose + 1 ADP → 2 ethanol+ 2 CO2 +1 ATP

- *Zymomonas mobilis* doit métaboliser rapidement le glucose pour satisfaire la demande énergétique pour sa croissance.

## 3.5.2. Fermentation lactique

- Dans la fermentation lactique le pyruvate est réduit en lactate.
- Les bactéries lactiques sont caractérisées par des exigences nutritionnelles nombreuses.
- Trois voies sont employées par ces microorganismes pour la fermentation du glucose en lactate:

# - La voie homofermentaire



# La voie hétérofermentaire

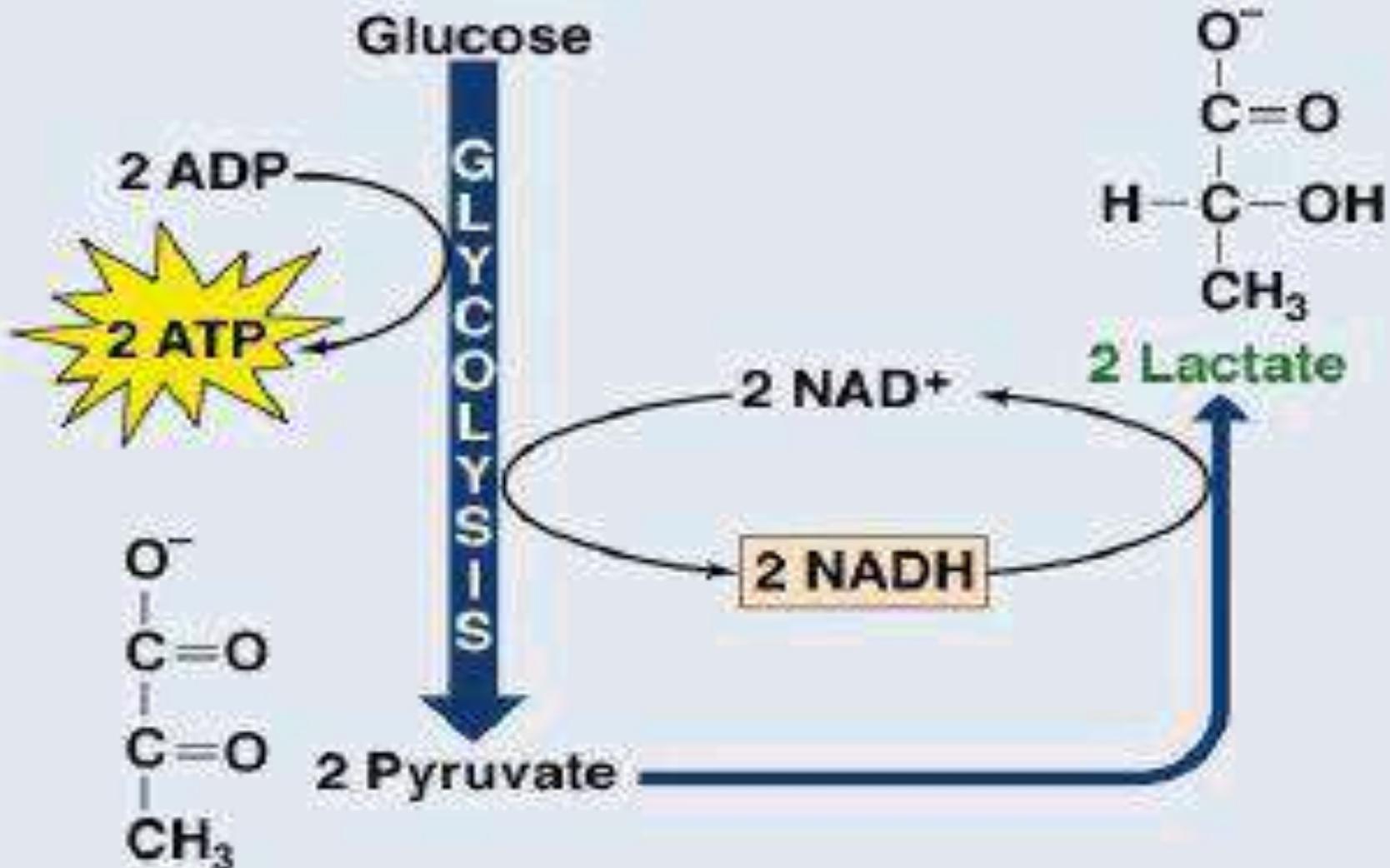
- Glucose  $\rightarrow$  Lactate + Ethanol + CO<sub>2</sub> + 1 ATP

# La voie Bifidum

- 2 Glucoses  $\longrightarrow$  2 Lactates + 3 acétate

## A. La voie homofermentaire

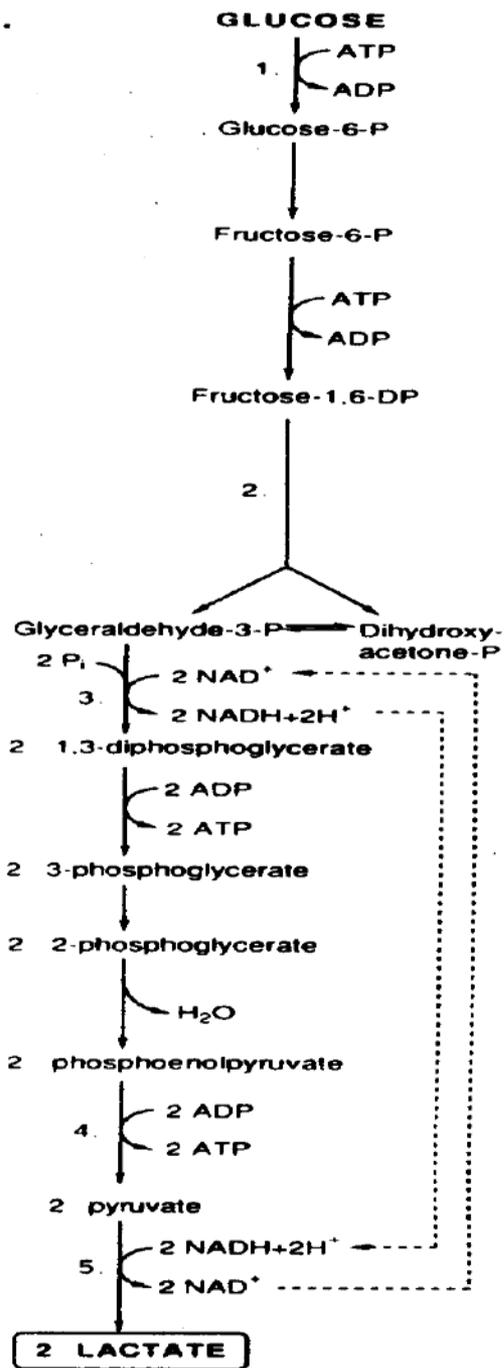
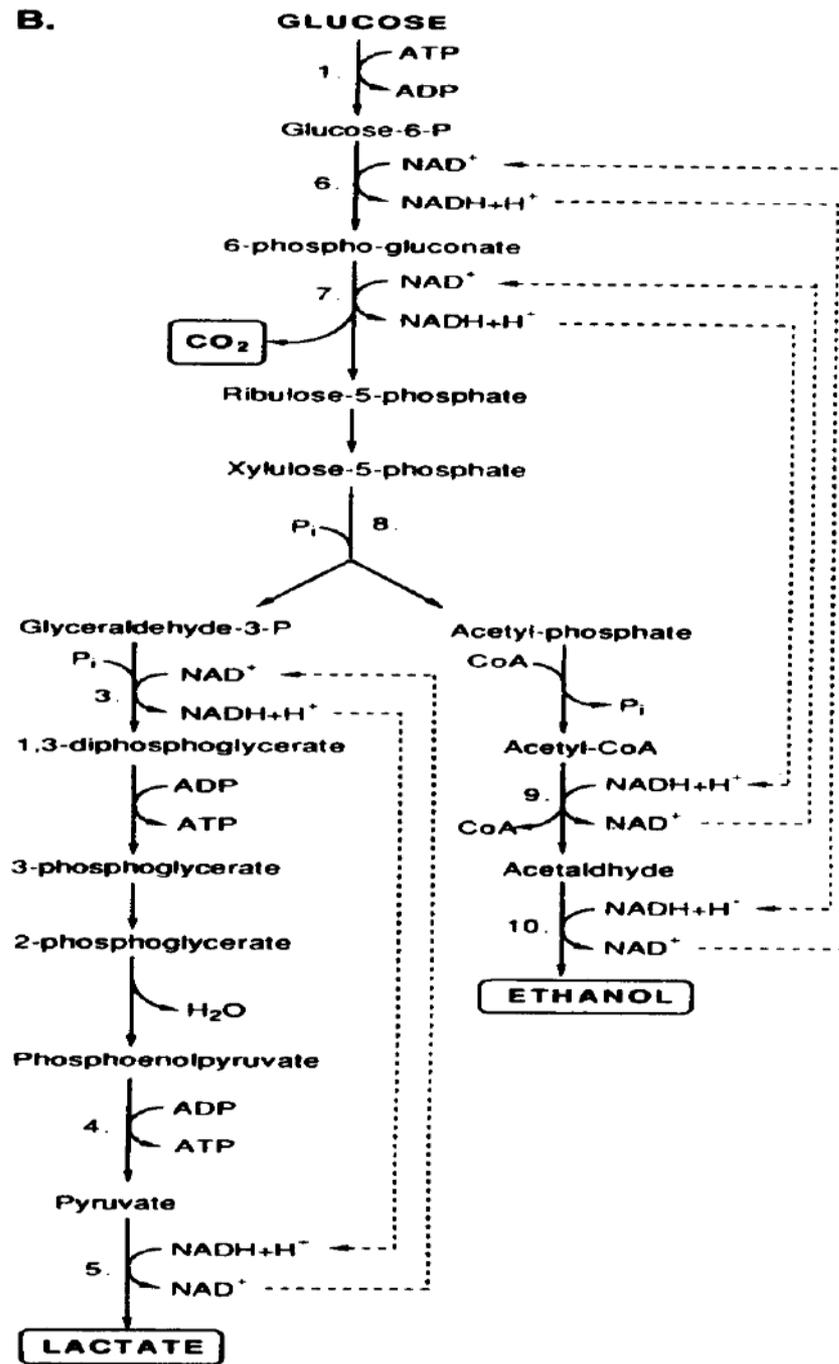
Le glucose est dégradé via la voie de la glycolyse



*Ex: Lactobacillus*

## B. fermentation hétérofermentaire

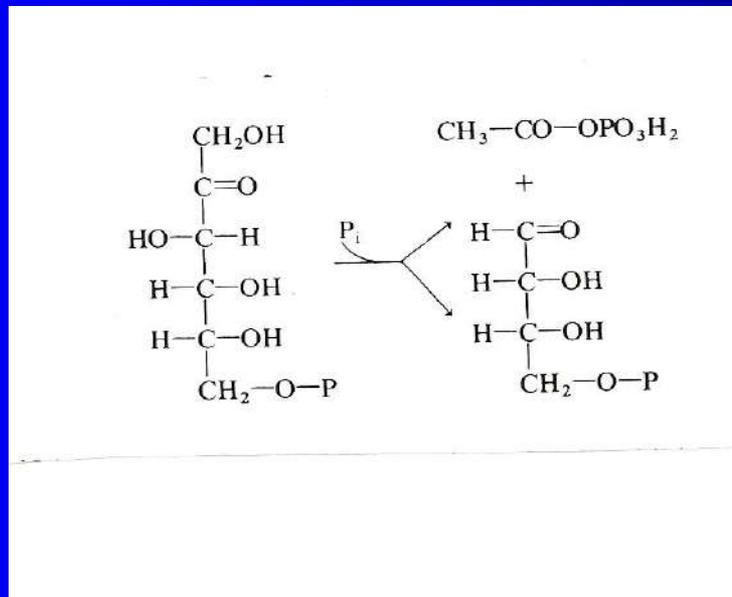
- Lorsque la fermentation est hétérofermentaire, la voie employée est celle des pentose-phosphates.
- EX: *Leuconostoc mesenteroides*, *Lactobacillus brevis*

**A.****B.**

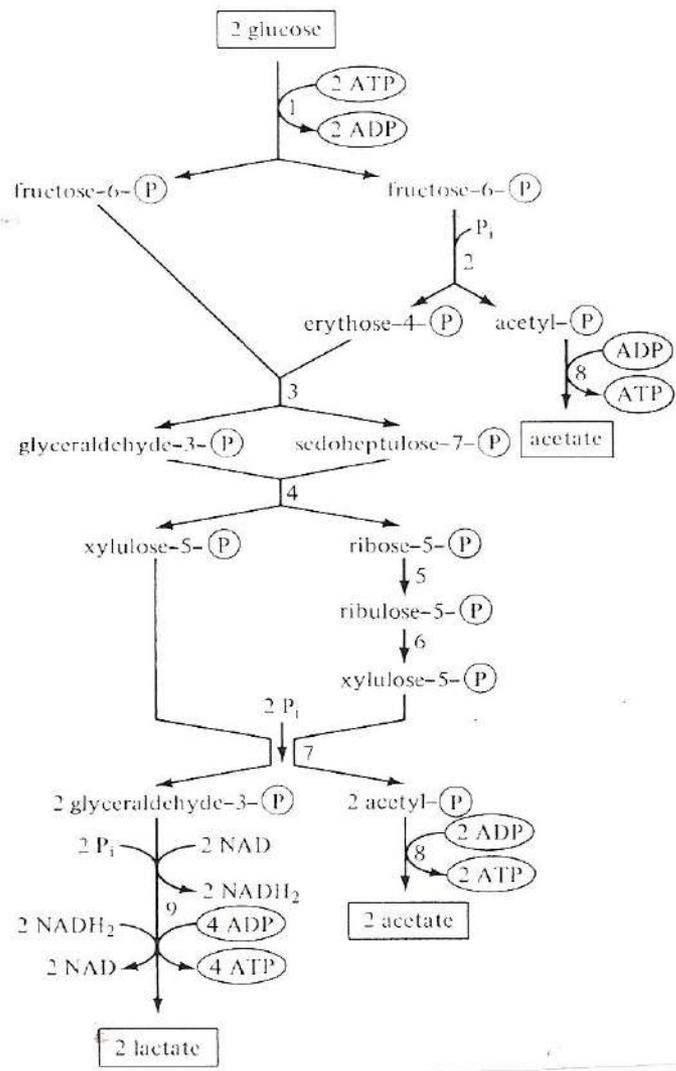
## C. Voie Bifidum

- *Bifidobacterium bifidum* utilise une variante du système des pentoses-phosphates pour transformer le glucose en acétate et lactate.
- Dans la voie Bifidum il n'y a pas d'oxydation en phosphogluconate et toute perte de CO<sub>2</sub> est évitée.
- Deux phosphocétolases sont impliquées :
  - - Une spécifique de fructose-6-P
  - - L'autre spécifique de xylulose-5-P

- Fructose-6-P phosphocétolase scinde fructose en acétyl-P et erythrose-4-P



- Sans la participation de réactions d'hydrogénation et de déshydrogénation 2 moles de glucose sont converties en 3 moles d'acétate et 2 moles de glycéraldéhyde-3-P.
- La formation d'acétate à partir d'acétyl phosphate est couplée à la formation d'ATP.
- $\text{CH}_3\text{-CO-O-PO}_3\text{H}_2 + \text{ADP} \Rightarrow \text{CH}_3\text{-COOH} + \text{ATP}$



**Figure13. Formation du lactate et du l'acétate à partir du glucose via la voie Bifidium.**

- Les *Bifidobacterium* sont des bactéries anaérobies abondantes
- dans l'intestin des nouveau-nés où elles aident à la digestion
- de la N-acétylglucosamine apporté par le lait maternel.

### 3.5.3. Fermentation acides mixtes

- Les fermentations acides mixtes sont assez caractéristiques des Entérobactéries.
- *Escherichia coli*, *Salmonella* et *Shigella* forment un mélange d'acides : Acide lactique, acétique, succinique et formique.
- *Aerobacter aeogenes*, *Serratia marcescens* et les *Erwinia* font moins d'acides mais davantage d'éthanol et de Gaz en même temps que du 2,3-butandiol en grande quantité.

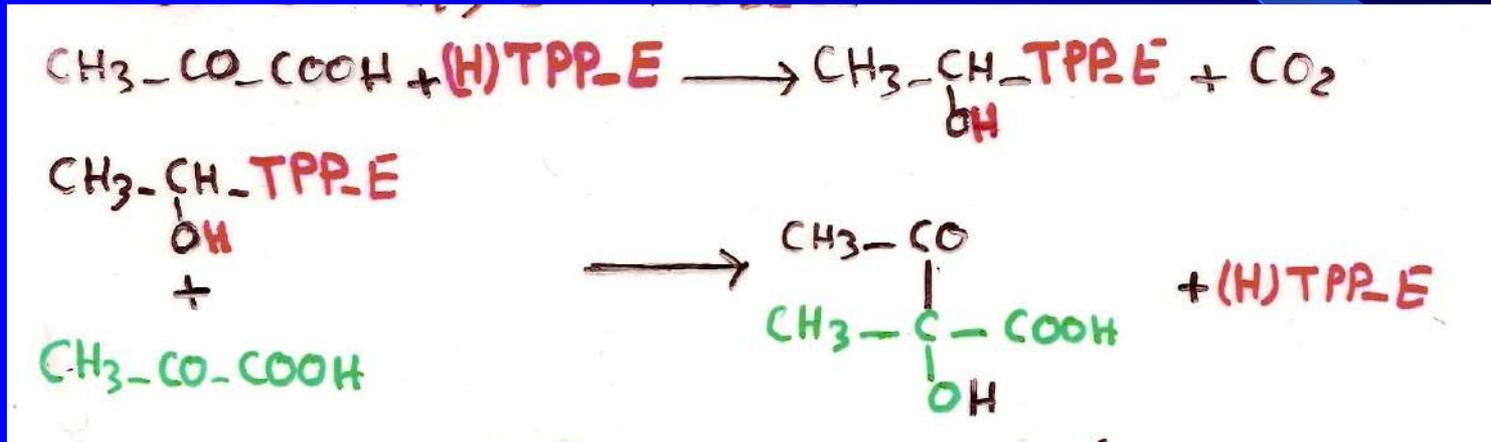
- Les Entérobactéries utilisent la voie de la glycolyse pour la dégradation de glucose.
- La voie conduisant au succinate part du phosphoenolpyruvate.
- Tous les autres produits dérivent du pyruvate.

# A. Pyruvate-Formate lyase

- Chez les entérobactéries en conditions d'anaérobiose le complexe multienzymatique : pyruvate deshydrogénase n'est pas synthétisé et la synthèse de pyruvate-formate lyase est induite
- $\text{CH}_3\text{-CO-COOH} + \text{Enzyme} \Rightarrow \text{CH}_3\text{-CO-Enzyme} + \text{HCOOH}$
- $\text{CH}_3\text{-CO-Enzyme} + \text{CoASH} \Rightarrow \text{CH}_3\text{-CO-ScoA} + \text{Enzyme}$

## B. α-Acétolactate synthase

- Cette enzyme est impliquée dans la formation de 2,3 Butandiol

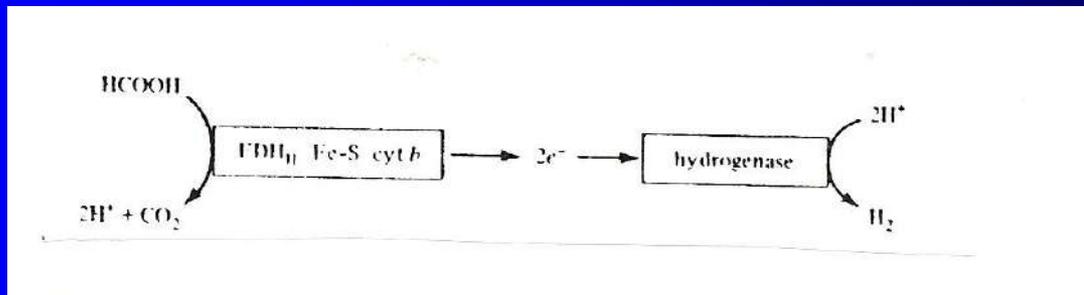


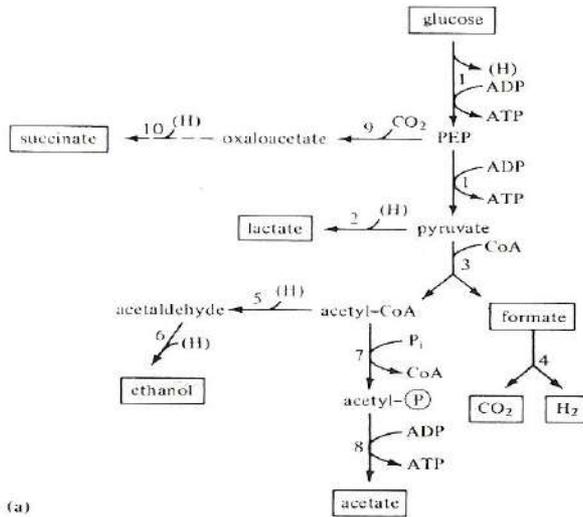
L'α-Acétolactate synthase est synthétisée et active sous des conditions légèrement acides

## C. Formate- hydrogène lyase

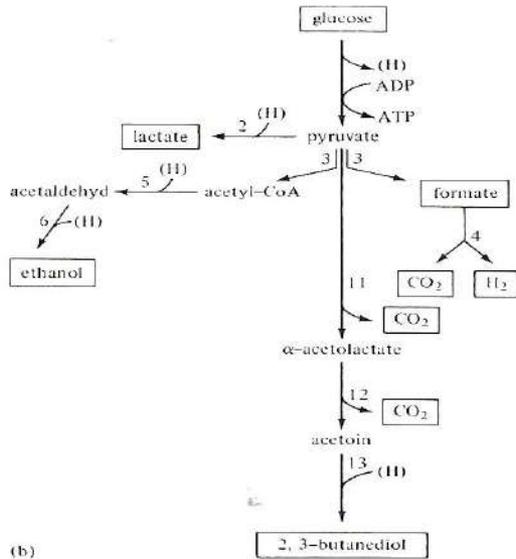
- Des espèces appartenant aux genres : *Shigella* et *Erwinia* ne contiennent pas Formate-Hydrogène lyase.
- Elles produisent des quantités considérables de formate.
- *Escherichia coli* et *Enterobacter aerogenes* contiennent cette enzyme sous des conditions d'anaérobiose.
- Le formate est scindé en  $H_2$  et  $CO_2$

- La **formate-Hydrogène lyase** est la combinaison de deux enzymes :
- **1.** une formate deshydrogénase H capable d'oxyder le formate en  $\text{CO}_2$
- **2.** Une Hydrogénase fonctionnant comme enzyme se synthèse de  $\text{H}_2$ .





(a)



(b)

Figure 14:

a) Fermentation acides mixtes et

b) butanediolique

## D. Différentiation des Entérobactéries

- On peut distinguer la fermentation butanediolique de la fermentation acides mixtes de 3 façons.
- 1. Le test Voges-Proskauer (VP) détecte l'acétoïne, le précurseur du butanediol.
- Il est positif chez les bactéries capables de fermentation butanediolique et négatif chez celles qui réalisent la fermentation acides mixtes.

- 2. Les bactéries réalisant la fermentation acides mixtes produisent quatre fois plus de produits acides que de neutres.
- Les bactéries réalisant la fermentation butanediolique produisent principalement les produits neutres.
- Ainsi lors de la fermentation acides mixtes les bactéries acidifient beaucoup plus les milieux de culture.
- C'est la base du test du rouge de méthyle (RM).
- Le test est positif uniquement dans le cas de la fermentation acides mixtes car le pH descend en dessous de 4.4 et l'indicateur de pH vire du jaune au rouge.

- **3. Le  $\text{CO}_2$  et l' $\text{H}_2$  sont produits en quantités égales sous l'action de la formate-hydrogénelyase pendant la fermentation acides mixtes.**
- **Lors de la fermentation butandiolique, les bactéries produisent un excès de  $\text{CO}_2$  et le rapport  $\text{CO}_2/\text{H}_2$  est proche de 5.**

## 3.5.4. Fermentation butyrique et acétono-butylique

- Les bactéries anaérobies formant l'acide butyrique appartiennent aux genres *Clostridium*, *Butyrivibrio*, *Eubacterium* ou *Fusabacterium*.

A. PYRUVATE-FERREDOXINE OXIDOREDUCTASE  
UCITASE ET FERREDOXINE

CHEZ LES Clostridium, LA DÉCARBOXYLATION DU PYRUVATE  
SE FAIT PAR LA RÉACTION PHOSPHOROCLASTIQUE:

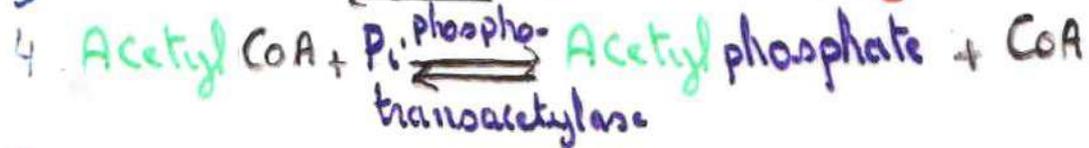
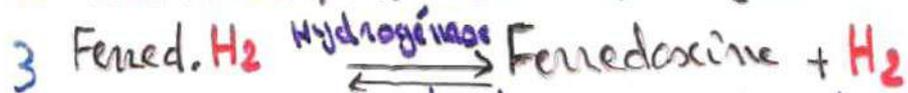
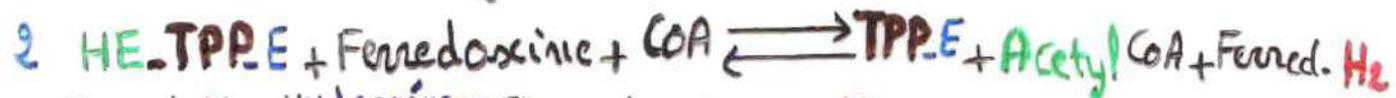


Fig : LES ETAPES DE LA REACTION PHOSPHOROCLASTIQUE .  
LES ETAPES 1 ET 2 IMPLIQUÉ PYRUVATE-FERREDOXINE  
OXIDOREDUCTASE .

## B. FORMATION DE BUTYRATE.

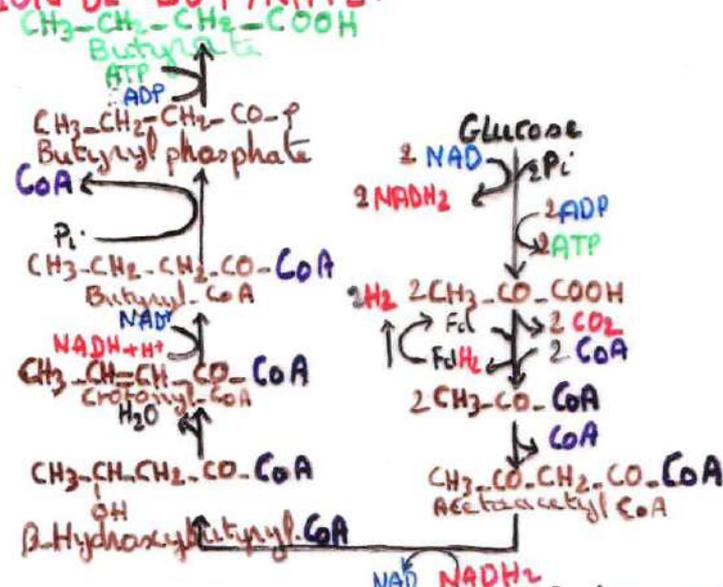
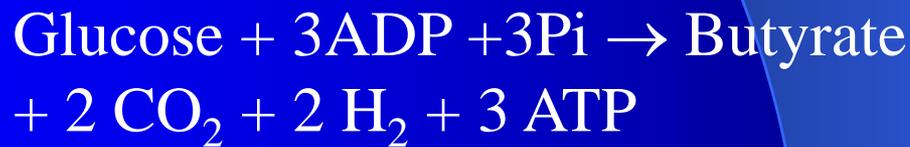


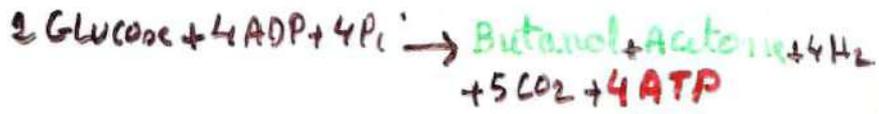
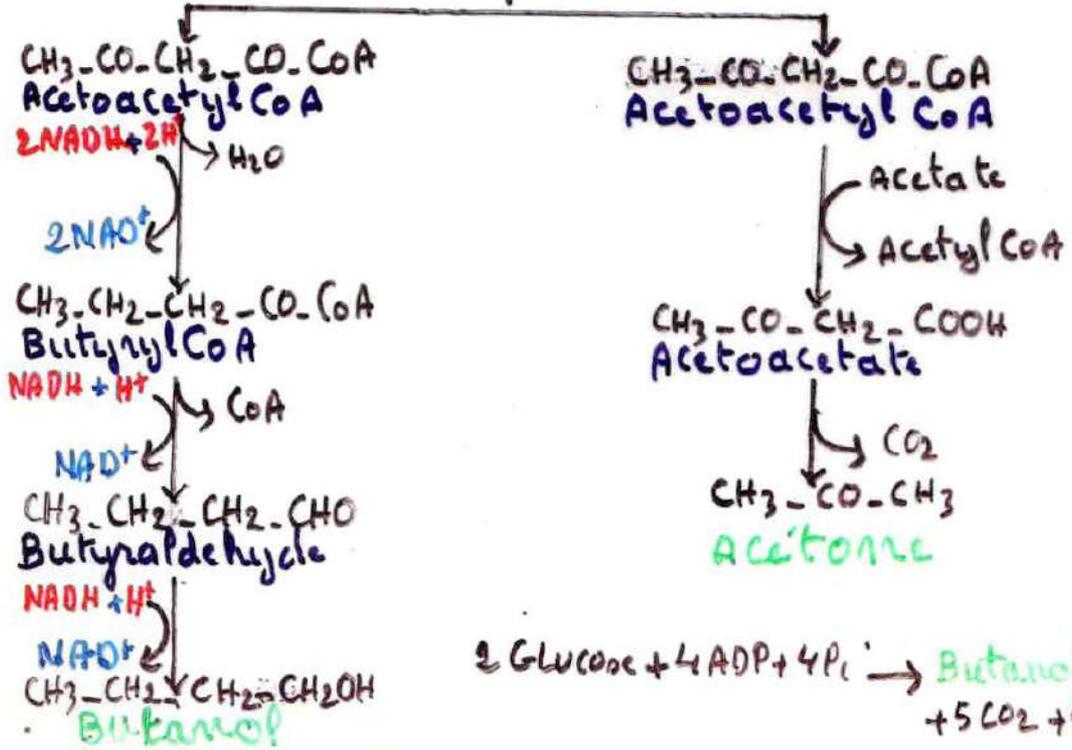
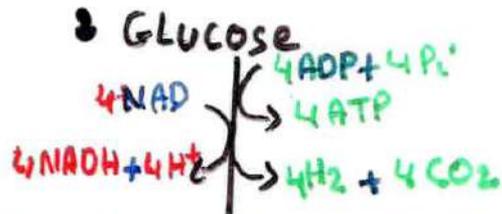
Fig 15: LA VOIE DE FORMATION DE BUTYRATE À PARTIR DU GLUCOSE



## C. Formation d'acétone et de butanol

- Un certain nombre de *Clostridium* produisant le Butyrate peuvent produire des petites quantités de solvants : **Butanol** et **Acétone**.
- Avec quelques espèces, un changement réel de production de butyrate vers la production de solvants peut être observé sous certaines conditions.
- Parmi ces espèces il y a *Clostridium acetobutylicum*.
- La fabrication de l'acétone et du butanol par fermentation est l'une des plus anciennes biotechnologies destinée à la fabrication de solvants pour les synthèses industrielles ;
- Elle permet de **valoriser** des mélasses de betterave ou divers déchets d'origine agricole.

Fig. 16: FORMATION D'ACETONE ET DE BUTANOL PAR *C. acetobutylicum*



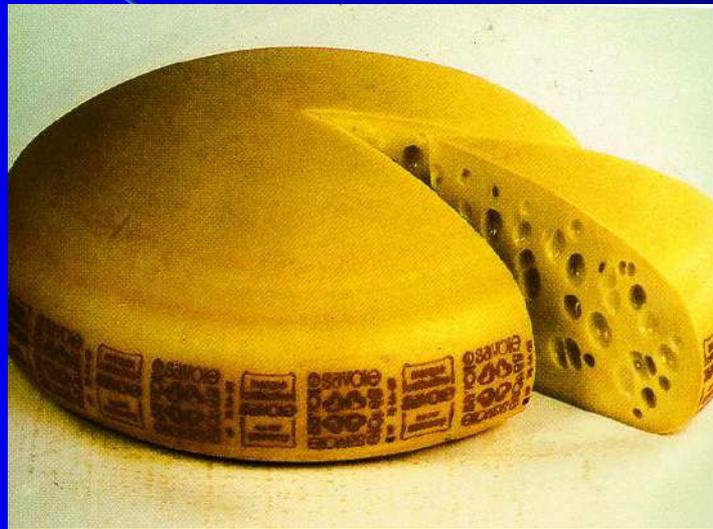


### 3.5.5. Fermentations propioniques

- Le propionate est le produit de fermentation de nombreuses **bactéries anaérobies** et se trouve au centre de plusieurs applications pratiques.
- L'une des plus célèbres est la fermentation des fromages suisses : **Emmental** et **Gruyère**.
- Les **trous** dans ces fromages sont formés par le dégagement de **gaz carbonique** dans la partie durcie.

3 glucose  $\longrightarrow$  4 propionate + 2 Acétate + 2 **CO<sub>2</sub>**

3 Lactate  $\longrightarrow$  2 Propionate + Acétate + **CO<sub>2</sub>**



- Le lactate est l'un des substrats préférés des bactéries propioniques.
- Ce type de fermentation peut prendre le relais des fermentations lactiques des produits laitiers dans l'industrie fromagère.
-

- IL y a 2 voies principales pour passer du lactate au propionate:
- La première est la voie du succinate; elle met en jeu 2 cofacteurs: la biotine et un corrinnoïde
- La seconde est la voie acrylate, elle est moins fréquente

## A. VOIE SUCCINATE.

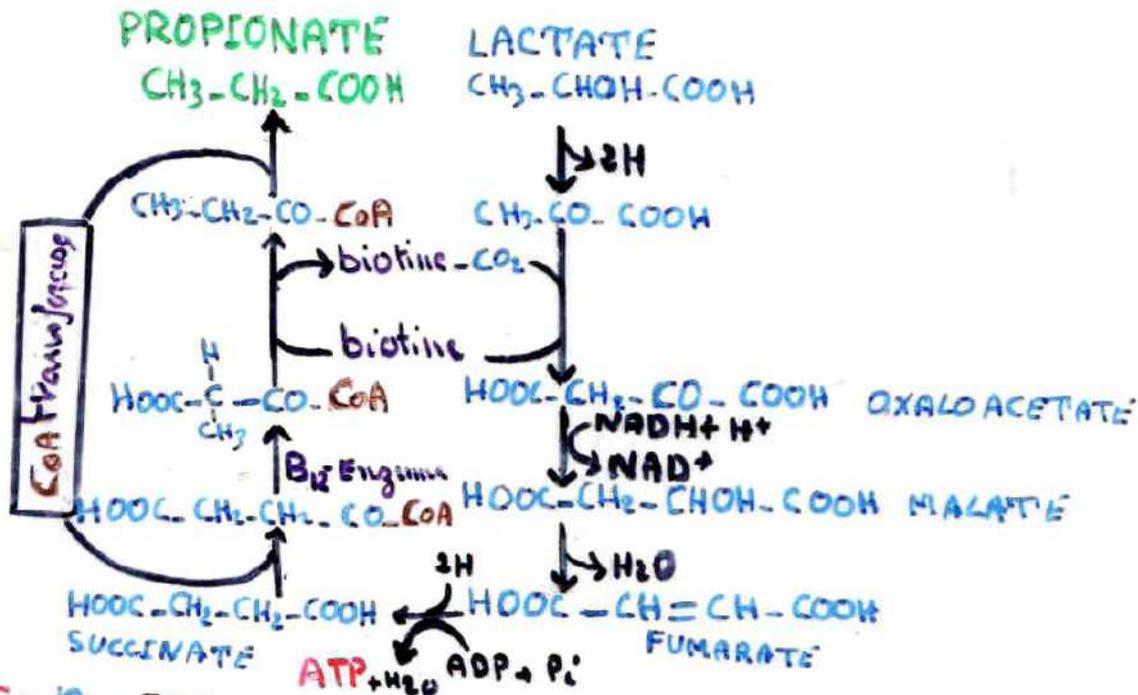
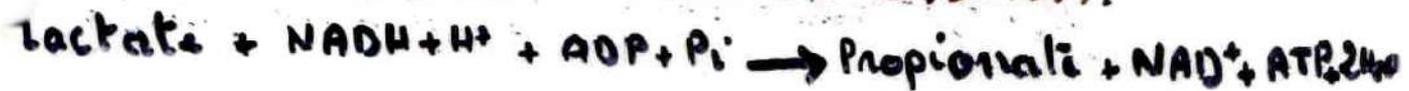


Fig 17 : FERMENTATION DE LACTATE VIA LA VOIE SUCCINATE-PROPIONATE CHEZ PROPIONIBACTERIUM.



## B. VOIE AKRYLATE.

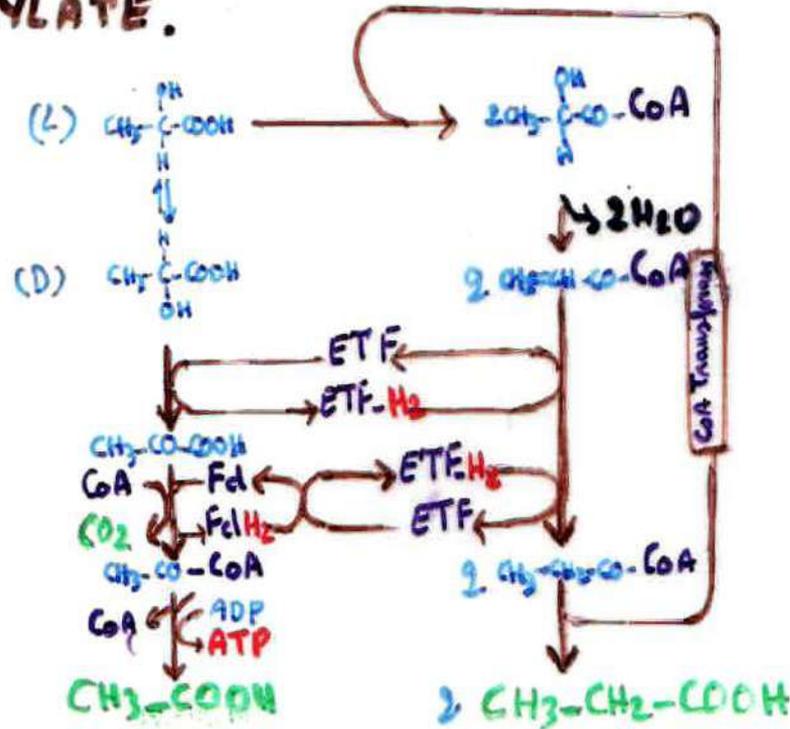


Fig 18 : FORMATION DE PROPIONATE, ACETATE ET CO<sub>2</sub> A PARTIR DE LACTATE CHEZ *Megasphaera elsdenii* ET *Clostridium propionicum*.

## C. Fumarate réductase

- – La réduction du fumarate en succinate s'accompagne d'une **synthèse d'ATP**
- – Elle se déroule grâce à un complexe membranaire, la fumarate réductase
- – Ce complexe fonctionne en couplant le transfert des  $e^-$  à une translocation de  $H^+$
- – Il contribue à charger le **potentiel membranaire** et fonctionne comme un système respiratoire

## D. Méthylmalonyl\_CoA Mutase Enzyme à corrinoïde

- Méthylmalonyl\_CoA Mutase est une Enzyme à corrinoïde appartenant à une famille de cofacteurs proche de la **vitamine B12**
- Ces cofacteurs appelés aussi **cobamides** renfermant du **cobalt** au centre de leur noyau appelé **corrine**

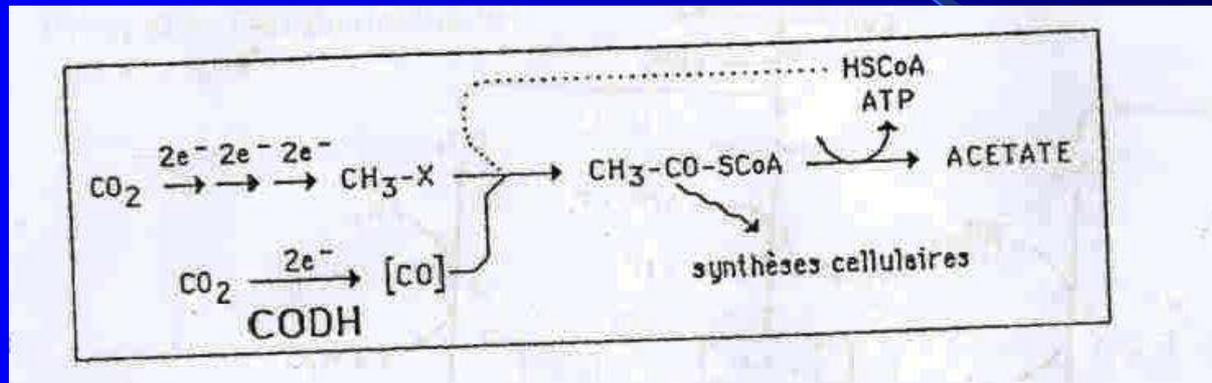
- Les cobamides transforment leur cible en échangeant avec elle un groupe méthyle ou comme ici en modifiant l'axe carboné de la molécule
- Une telle opération est très importante dans le métabolisme des microorganismes
- Elle permet le passage entre molécules à 4 C (succinate) et à 3 C (propionate)

## 3.5.6. Fermentation acétique

- L'acide acétique est un intermédiaire clé de la transformation de la matière organique dans l'environnement, notamment à partir des débris végétaux qui s'accumulent dans le sol.
- Il y a deux sortes de bactéries anaérobies vivant sur la dégradation des matières végétales: celles qui produisent de l' $H_2$  et celles qui en consomment: les acétogènes et les méthanogènes.
- Les acétogènes se développent dans les milieux où le  $CO_2$  est abondant.

- Les acétogènes forment de l'acétate à partir -de  $\text{CO}_2 + \text{H}_2$  suivant la réaction:
- $\text{CO}_2 + \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_3\text{-COOH} + 2 \text{H}_2\text{O}$
  
- - des hexoses (glucose, fructose) suivant la réaction:
- $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 \rightarrow 3 \text{CH}_3\text{-COOH}$

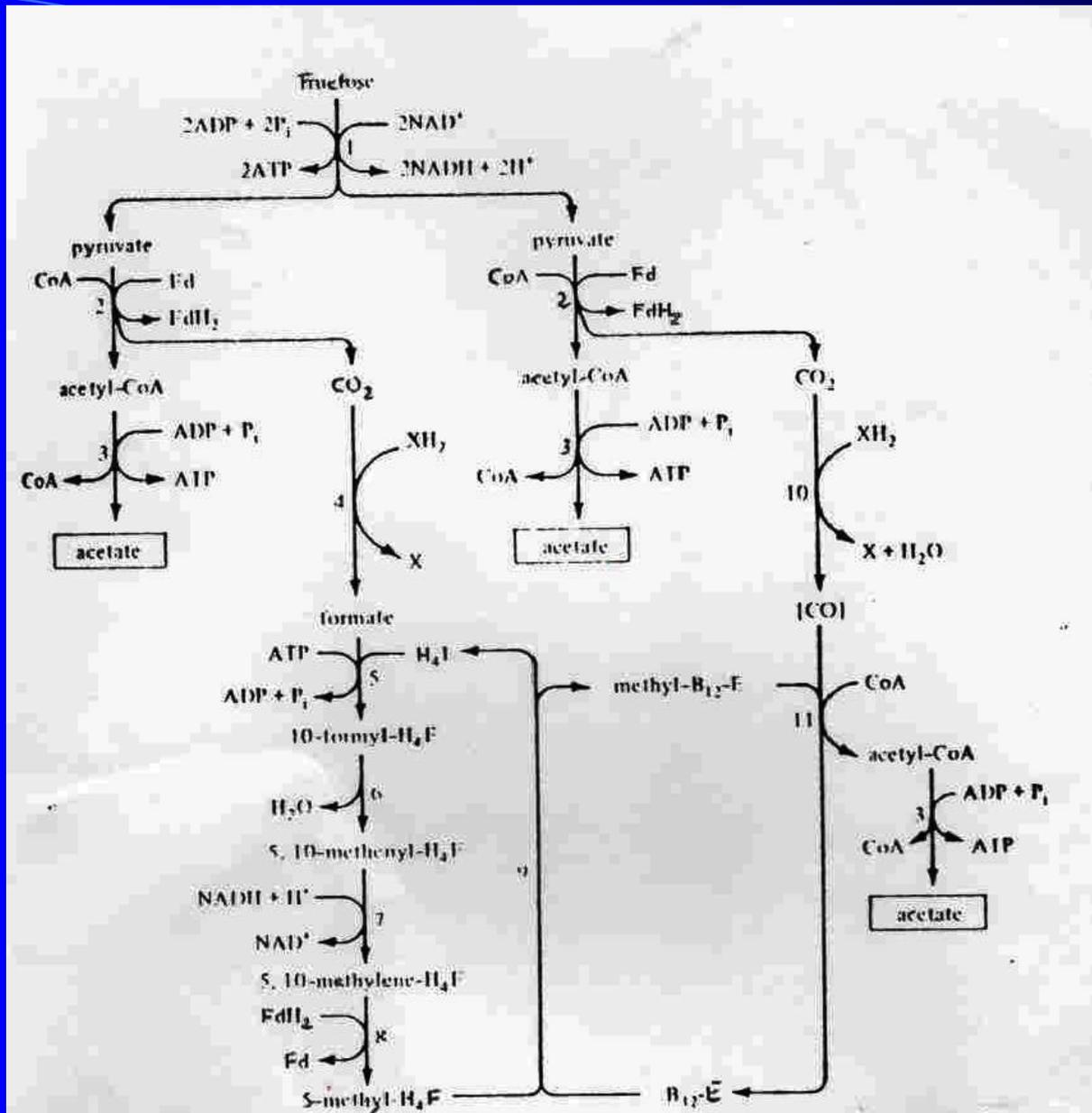
# A. Formation d'acétate à partir du $\text{CO}_2 + \text{H}_2$



- Au total 4 réductions pour les deux molécules de  $\text{CO}_2$ , soit  $6+2=8$   $e^-$  apportés par 4 molécules d' $\text{H}_2$ :
- $2 \text{CO}_2 + 4 \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_3\text{-COOH} + 2 \text{H}_2\text{O}$

## B. Formation d'acétates à partir du glucose

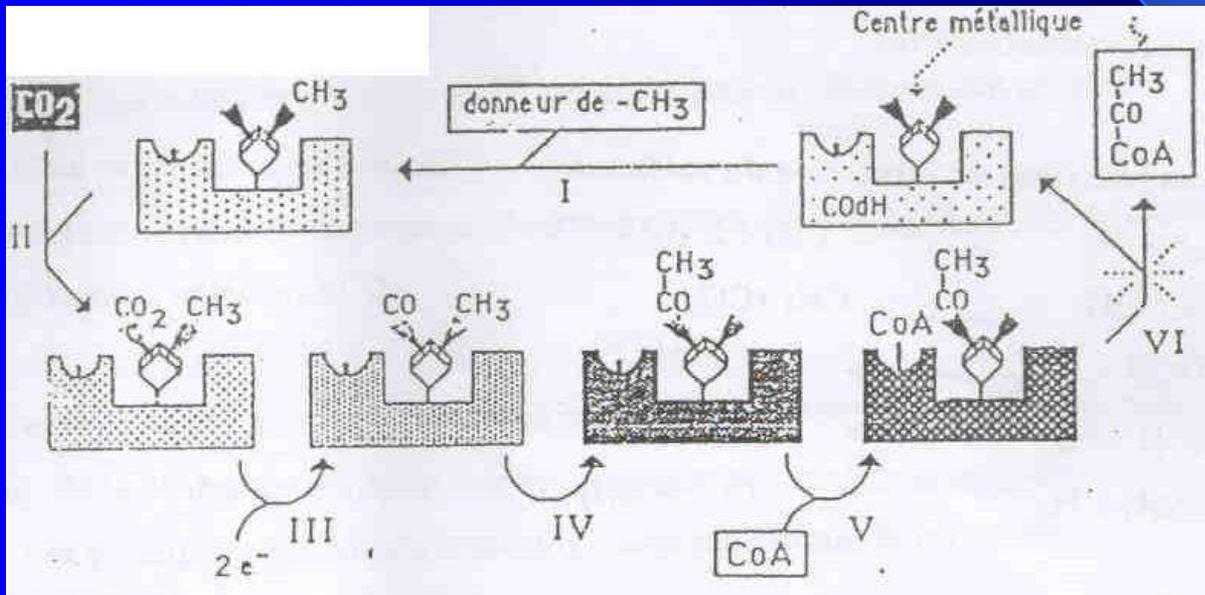
- Presque tous les acétogènes transforment le glucose ou le fructose en 3 molécules d'acétate.
- La transformation du glucose en acétate correspond à une fermentation où le gaz carbonique formé sert d'accepteur d'électrons et engendre un tiers de l'acétate formé.



● Figure 19. La voie de fermentation acétate

# C. CO déshydrogénase

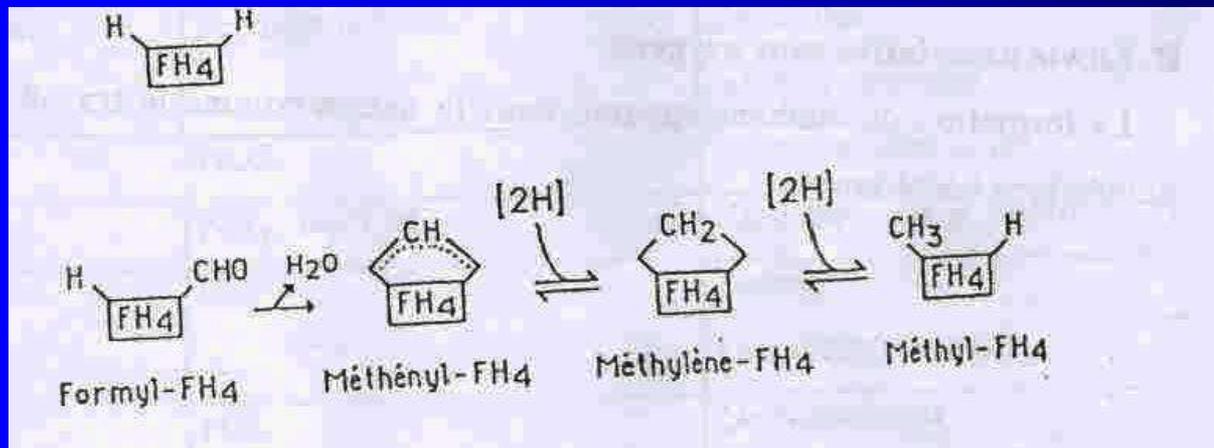
- La CODH joue un rôle principal dans la synthèse de l'AcétylCoA.
- Elle possède un centre métallique (Ni)



- **Figure 20. Cycle de la CO désydrégénase**

# D. Tétrahydrofolate (FH4)

- Le tétrahydrofolate (FH4) est le cofacteur du métabolisme des fragments monocarbonnés.



- Figure. 21. Tétrahydrofolate

- Le groupe méthyle ainsi formé est le future C N°2 de l'acétate ( $\text{CH}_3-$ ). Il va quitter son support FH4 pour être pris en charge par une protéine à corrinnoïde contenant du cobalt: Protéine à coenzyme B12, transporteur du groupe méthyle.



## 3.5.7. fermentation méthanique

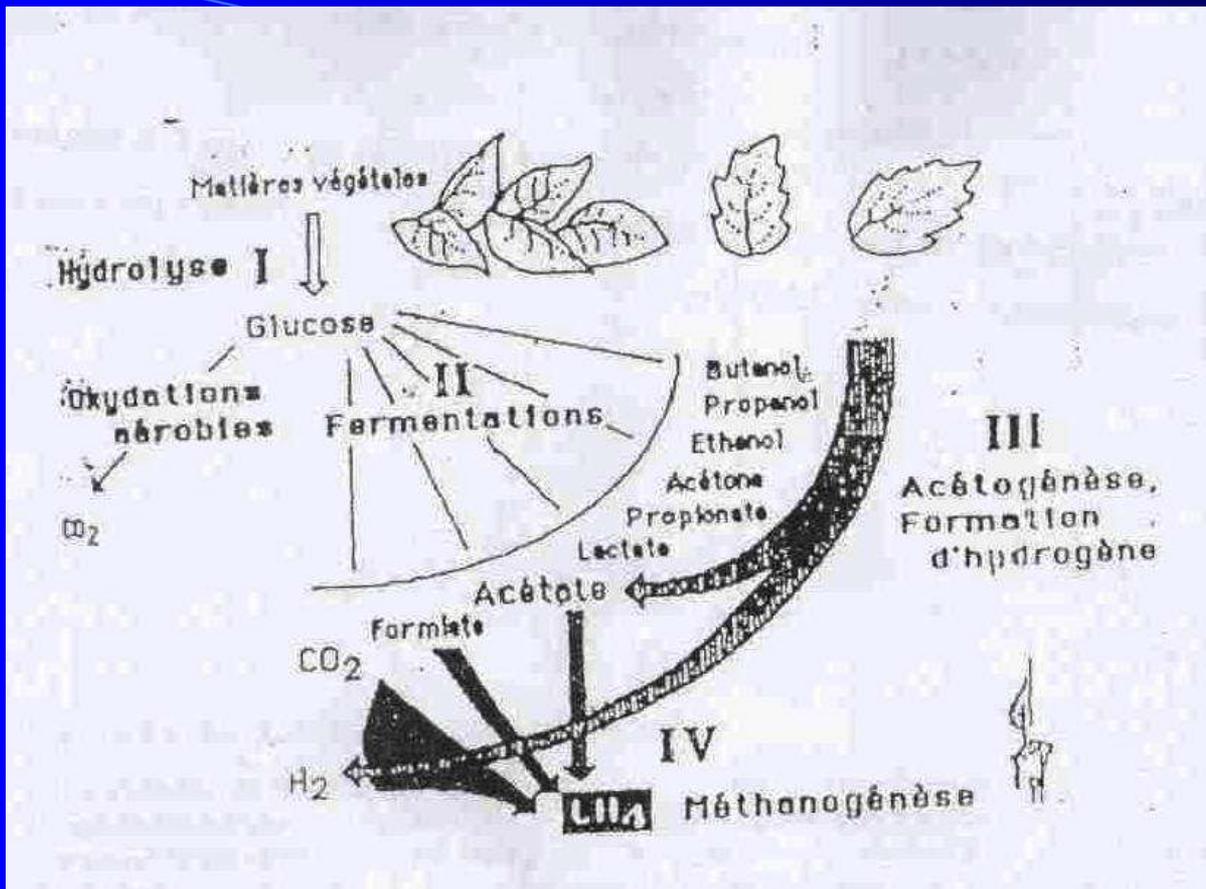
- Les bactéries méthanogènes sont strictement anaérobies. Elles appartiennent à un même groupe d'archaebactéries.

# A. Les réactions de formations du méthane

- $\text{CO}_2 + \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2 \text{H}_2\text{O}$
- $\text{CH}_3\text{-COOH} \rightarrow \text{CH}_4 + \text{CO}_2$
- $\text{HCOOH} + 3 \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2 \text{H}_2\text{O}$
- $\text{CH}_3\text{OH} + \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + \text{H}_2\text{O}$
- $\text{CH}_3\text{NH}_2 + \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + \text{NH}_3$
- La réaction qui engendre du méthane à partir de l'acide acétique est appelée méthanogénèse acétoclastique

## B. La vie associative sans oxygène

- La formation du méthane apparait dans la nature comme travail collectif de plusieurs populations bactériennes.



- Figure 22. Les différentes phases de la méthanisation

## 3.6. Respiration anaérobie

- Les  $e^-$  provenant des sucres et autres matières organiques, sont généralement données soit:
  - - à de  $1/2 O_2$  par l'intermédiaire d'une chaîne de transport des  $e^-$  :
  - - à un accepteur organique: fermentation.
- Certaines bactéries ont cependant des chaînes de transport des  $e^-$  qui ont des accepteurs d' $e^-$  inorganique autres que  $1/2 O_2$ .

- On appelle respiration anaérobie, le processus producteur d'énergie en anaérobiose dans lequel l'accepteur de la chaîne de transport des  $e^-$  est une molécule inorganique oxydées autre que l' $O_2$ .
- Les principaux accepteurs d' $e^-$  sont les nitrates et les sulfates.

# Tableau 1 : quelques accepteurs d'électrons utilisés lors de la respiration anaérobie

Accepteurs d'électrons	Produits réduits	Exemples microorganismes
$\text{NO}_3^-$	$\text{NO}_2^-$	Bactéries entériques
$\text{NO}_3^-$	$\text{NO}_2^-$ , $\text{N}_2\text{O}$ , $\text{N}_2$	<i>Pseudomonas</i> et <i>Bacillus</i>
$\text{SO}_4^{2-}$	$\text{H}_2\text{S}$	<i>Desulfovibrio</i> <i>Desulfatamaculum</i>
$\text{S}^0$	$\text{H}_2\text{S}$	<i>Desulfuromonas</i> <i>thermoproteus</i>
$\text{Fe}^{3+}$	$\text{Fe}^{2+}$	<i>Pseudomonas</i> et <i>Bacillus</i>

## 3.6.1. Respiration des nitrates

- Le nitrate remplace l'O<sub>2</sub>, il sert d'Oxydant respiratoire et fournit de l'énergie sous forme d'un potentiel de membrane générateur d'ATP.
- Le nitrate est réduit en nitrite grâce au nitrate réductase



- Le nitrite est souvent réduit plus encore en N<sub>2</sub>, un processus appelé **dénitrification**



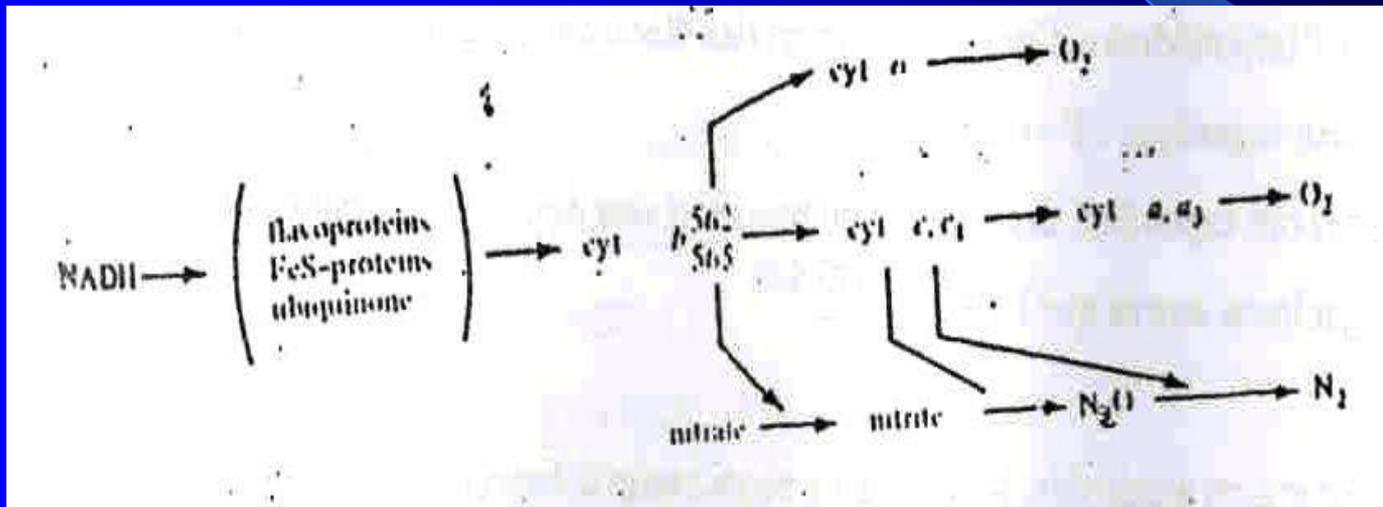


Figure 23. Le flux d'électrons dans le cas de la dénitrification

# Importance de la dénitrification

- La dénitrification est le seul processus biologique qui converti l'azote lié en azote moléculaire ce qui est globalement indispensable au **maintien de la vie** sur la terre.

## 3.6.2. Respiration des sulfates

- Les bactéries sulfato-réductrices sont caractérisés par leur pouvoir de réduire les sulfates en sulfures.
- Les sulfates sont utilisés comme accepteurs d'électrons.
- Au cours de ce processus les électrons des substrats réducteurs sont transportés sur une chaîne respiratoire.

- L'énergie générée provient d'un processus de **phosphorylation par transport d'électrons** dans des conditions d'**anaérobiose**.
- Le produit essentiel qui résulte de la réduction est le sulfure :



- Les bactéries réductrices des sulfates sont **anaérobies strictes**.
- Elles différencient ainsi des bactéries réductrices des nitrates.
- Les principaux genres :
- Desulfvibrio, Desulfomonas, Desulfococcus, Desulfatomaculum.

- Divers composés organiques peuvent servir de donneurs d'hydrogène. Ce sont le plus souvent
- - des acides organiques tels que le **lactate**, l'acétate, le propionate, le butyrate
- - des alcools comme le méthanol et l'éthanol
- - et aussi l'hydrogène moléculaire

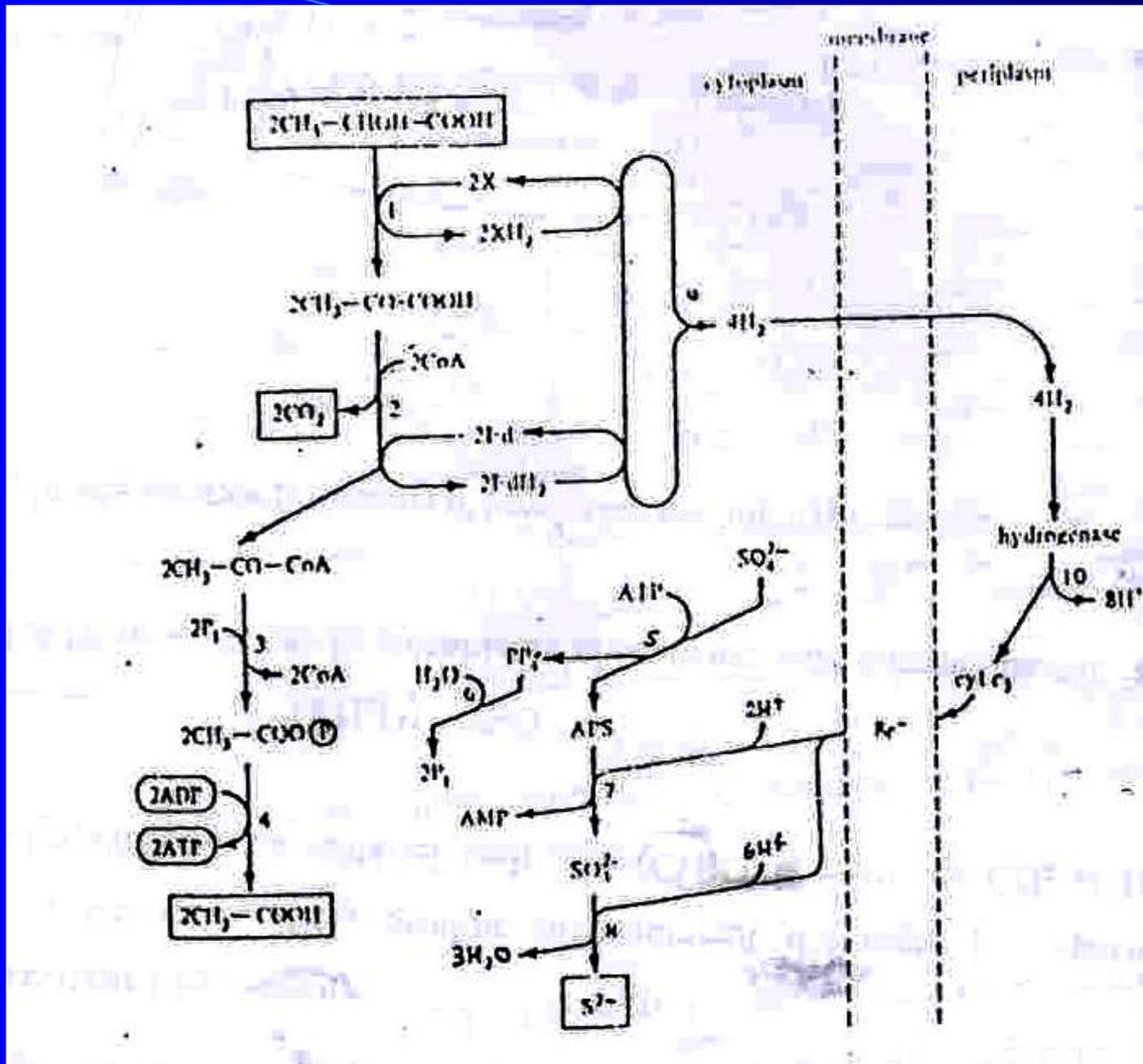


Figure 24. La voie de réduction dissimilatrice de sulfate chez les espèces de *Desulfovibrio*

## 3.7. Oxydation des molécules inorganiques

- Les microorganismes chimiolithotrophes ont la faculté de tirer leur énergie de l'oxydation d'un substrat minéral

## Tableau 2. Chimolithotrophes représentatifs et leurs sources d'énergie.

Bactéries	Donneur d'é	Accepteur d'é	Produits
<i>Alcaligenes et pseudomonas</i>	$H_2$	$O_2$	$H_2O$
<i>Nitrobacter</i>	$NO_2^-$	$O_2$	$NO_3^-$ , $H_2O$
<i>Nitrosomonas</i>	$NH_4^+$	$O_2$	$NO_2^-$ , $H_2O$
<i>Thiobacillus denitrificans</i>	$S^0$ , $H_2S$	$NO_3^-$	$SO_4^{2-}$ , $N_2$
<i>Thiobacillus ferrooxidans</i>	$Fe^{2+}$ , $S^0$ , $H_2S$	$O_2$	$Fe^{3+}$ , $H_2O$ , $H_2SO_4$

- Les bactéries chimiolithotrophes sont souvent autotrophes.
- Cependant quelques chimiolithotrophes peuvent être hétérotrophes si des composés organiques sont disponibles.

## 3.7.1. Bactéries oxydant l'hydrogène

- L'oxydation des molécules d'H<sub>2</sub> produit suffisamment d'énergie pour permettre la synthèse d'ATP.
- La synthèse de matériel cellulaire (CH<sub>2</sub>O) à partir de CO<sub>2</sub> et H<sub>2</sub> se fait suivant la réaction :
- $2\text{H}_2 + \text{CO}_2 \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{H}_2\text{O}$

- La synthèse d'ATP procède par le mécanisme chimiosmotique comme dans la respiration aérobie.
- L'enzyme impliquée dans ce processus d'oxydation est une hydrogénase

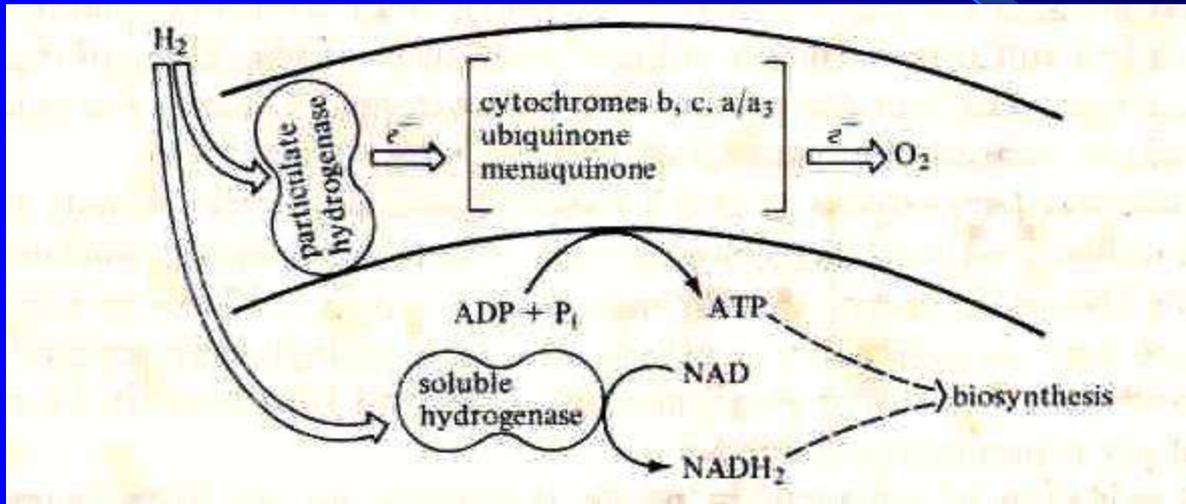


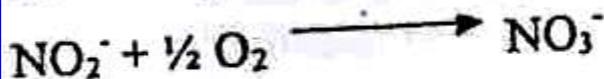
Figure 25. La fonction de deux hydrogénases d'*Alcaligenes eutrophus*

## 3.7.2. Les bactéries nitrifiantes

- Les bactéries nitrifiantes sont chimiolithotrophes oxydant l'azote.
- Nitrozomonas oxyde l'ammoniaque en nitrite



- Le nitrite peut ensuite être oxydé par Nitrobacter en nitrate



- Lorsque ces deux genres travaillent ensemble l'ammoniaque dans le sol est oxydé en nitrate, un processus appelé **la nitrification**.
- L'énergie libérée lors de l'oxydation de l'ammoniaque et des nitrites est utilisée pour fabriquer de l'ATP par phosphorylation oxydative.
- .

- Cependant, les microorganismes ont besoin de pouvoir réducteur aussi bien de l'ATP pour réduire le  $\text{CO}_2$ .
- $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NO}_2^-$  ont des potentiels de réduction plus positifs que le NADH, elles ne peuvent donner directement leurs électrons pour former le NADH

# Tableau 3. Potentiels rédox des réactions importantes dans le métabolisme chimolithotrophe

Réactions	$E_0'(V)$
$H_2 \longrightarrow 2 H^+ + 2 e^-$	-0,41
$NADH + H^+ \longrightarrow NAD^+ + 2 e^- + 2 H^+$	-0.32
$H_2S \longrightarrow S + 2 H^+ + 2 e^-$	-0.25
$NH_4^+ + 2 H_2O \longrightarrow NO_2^- + 8 H^+ + 6 e^-$	+0.44
$NO_2^- + H_2O \longrightarrow NO_3^- + 2 H^+ + 2 e^-$	+0.42
$O_2 + 4 H^+ + 4 e^- \longrightarrow 2 H_2O$	+0.86

- Ces bactéries résolvent ce problème en utilisant l'ATP pour renverser le flux électrons dans la chaîne de transport d'électrons et réduire le  $\text{NAD}^+$  avec les électrons des donneurs azotés.

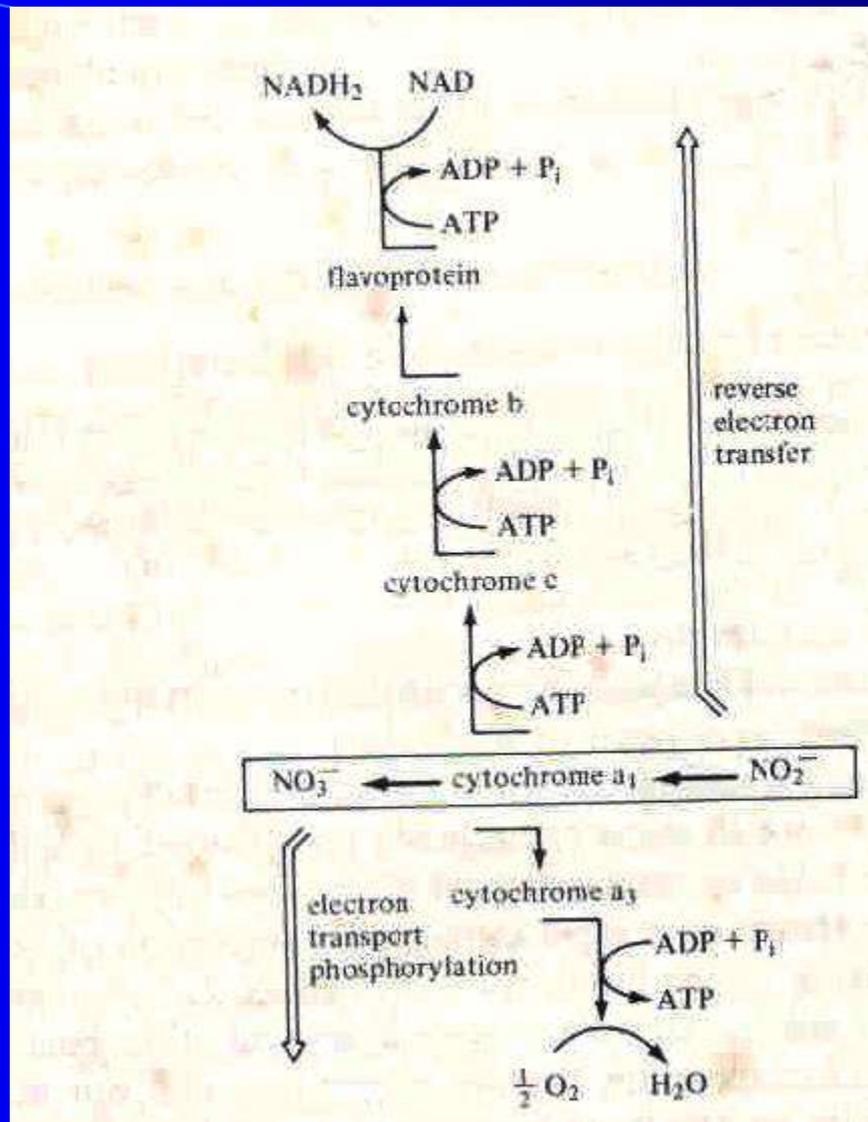


Figure 26. Le flux inverse d'électrons

- Une grande quantité de nitrate doit être consommée par ces bactéries.
- Car une grande partie d'énergie est utilisée pour régénérer le pouvoir réducteur.
- Par conséquent, les bactéries nitrifiantes sont des microorganismes à **croissance lente**.

# 4. Production d'énergie par la photosynthèse

- Les bactéries photosynthétiques appartiennent à 2 groupes différents :
- **\_les rhodospirillales : les bactéries pourpres et les bactéries vertes**
- \*elles sont incapables d'utiliser l'eau comme source d'é
- -elles ne produisent pas d'O<sub>2</sub>
- -photosynthèse anoxygénique
- -photosynthèse **anaérobie**

- \*Elles emploient pour la formation de NAD(P) H des molécules réduites :  $H_2S$ , S,  $H_2$  ou une matière organique
- \*les pigments sont en majorité des bactériochlorophyles et des caroténoïdes

# les cyanobactéries (les algues bleu-vert)

- \*elles pratiquent la photosynthèse sur la même mode que les plantes vertes.
- -elles utilisent l'eau comme donneur d'é
- -elles produisent de l'O<sub>2</sub> au cours de la photosynthèse
- -photosynthèse oxygénique
- Les pigments : chlorophyles a, des caroténoïdes et phycobillines

# Tableau 4. Propriétés des systèmes photosynthétiques microbiens

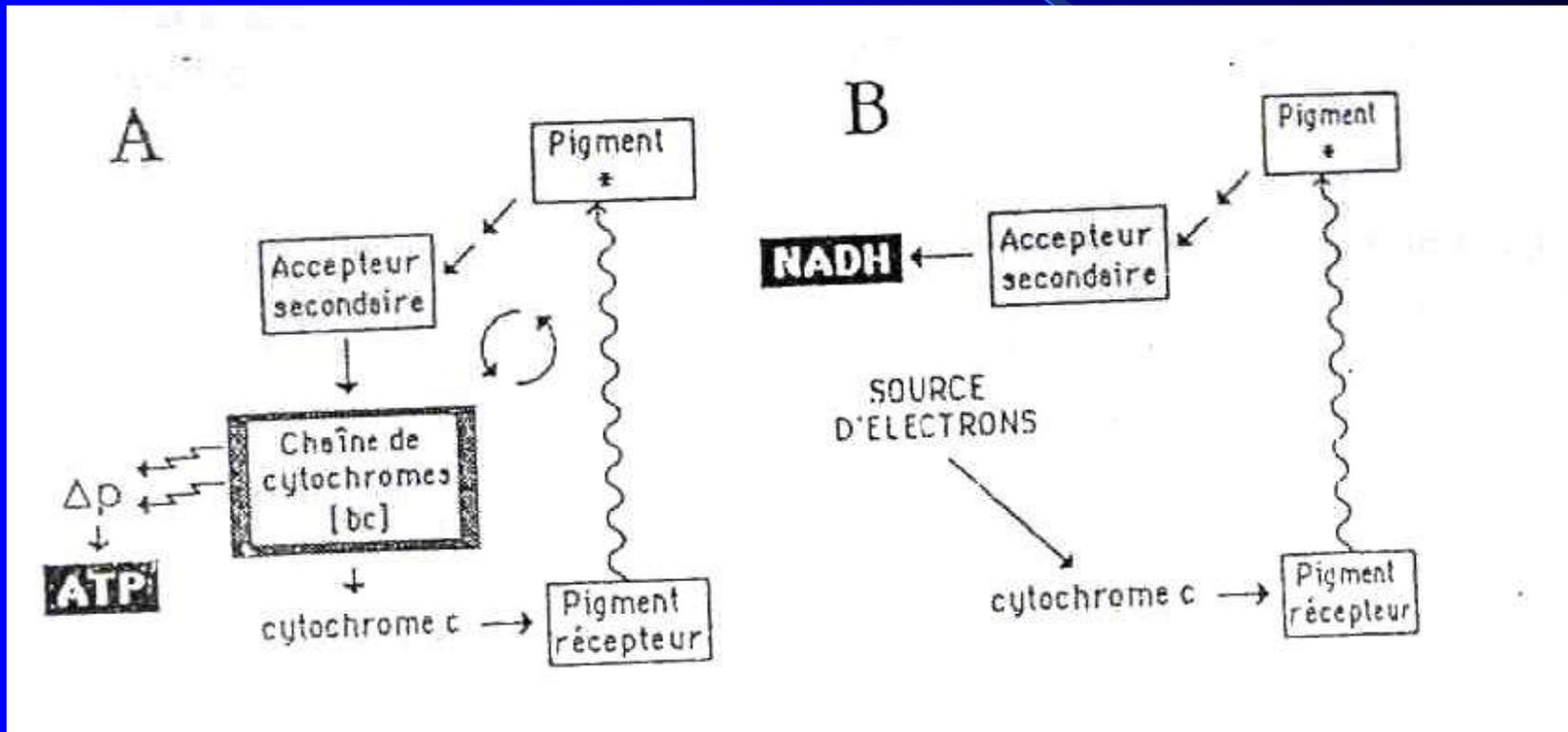
Tableau 4. Propriétés des systèmes photosynthétiques microbiens

Propriété	Eucaryotes	Cyanobactéries	B. Vertes et Pourpres
Pigment	Chlorophylles a	Chlorophyles a	Bactéριοchlorophylles
Photosystème II	Présent	Présent	Absent
Donneurs d'é	H <sub>2</sub> O	H <sub>2</sub> O	S, H <sub>2</sub> , H <sub>2</sub> S, Composé organique
Production d'O <sub>2</sub>	Oxygénique	Oxygénique	Anoxygénique
Source de C	CO <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>	Organique et /ou CO <sub>2</sub>

## 4.1. bactéries photosynthétiques anoxygéniques

- 2 Situations:
- A. Une synthèse cyclique d'ATP
- B. La genèse de composés réducteurs

# Figure 27. photosynthèse anoxygéniques



- A. Synthèse d'ATP
- B. Génèse de composés réducteurs

- \* Un seul photosystème : Le même appareil chlorophyllien fonctionne comme base de toutes les opérations.
- \* Dans **A** Les électrons reçus par l'accepteur primaire sont retournés en totalité au centre réactionnel par une chaîne de transporteurs qui déclenche au passage une recharge de l'ADP en ATP
- → Photophosphorylation cyclique

- \* L'assimilation du CO<sub>2</sub>; est une synthèse réductrice qui implique nécessairement un apport d'é → L'intervention d'une source externe d'é devient alors incontournable.
- \* > Dans le 2<sup>ème</sup> mode de fonctionnement **B** qui est non cyclique : tous les é qui transitent par l'accepteur secondaire servent à faire des réducteurs : NAD(P) H.
- .

- \* Le déficit en  $\epsilon$  introduit dans le circuit *par* cette opération doit être compensé par une source extérieure d' $\epsilon$ .
- La cellule sera conduite à jouer simultanément sur deux modes en fabriquant à la fois de l'ATP et des corps réducteurs

## 4.1.1. Bactéries pourpres

- \* Bactériochlorophyles a ou b
- \* Appareil photosynthétique est située dans les **systemes membranaires en continuité avec la membrane plasmique.** •
- **a. Bactéries pourpres sulfureuses**
- \* Donneurs d'é : H<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>S, S
- \* Anaérobies strictes
- \* Généralement photolithoautotrophes
- \* **Ex. *Thiospirillum*, *Thiocapsa* et *Chromatium***

## b. Bactéries pourpres non sulfureuses

- \* Elles n'oxydent pas le S en  $\text{SO}_4^{2-}$
- \* Donneurs d'é : généralement molécules organiques
- \* En absence de lumière, la plupart des bactéries pourpres sulfureuses peuvent se développer en aérobiose comme des chimioorganotrophes
- \* Ex. *Rhodospirillum rubrum*, *Rhodocyclus purpureus*.

## 4.1.2. Bactéries vertes

- \* Les pigments photosynthétiques sont localisés dans des vésicules appelées chlorosomes
- \* Elles sont fixées à la membrane plasmique mais ne sont pas en continuité avec elles.
- **A. Bactéries vertes sulfureuses**
- \* Bactériochlorophyles a plus c, d ou e.
- \* Donneurs d'é : H<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>S, S
- \* Photolithoautotrophes
- \* Anaérobies obligés.
- \* Ex. *Chlorobium limicola*.-

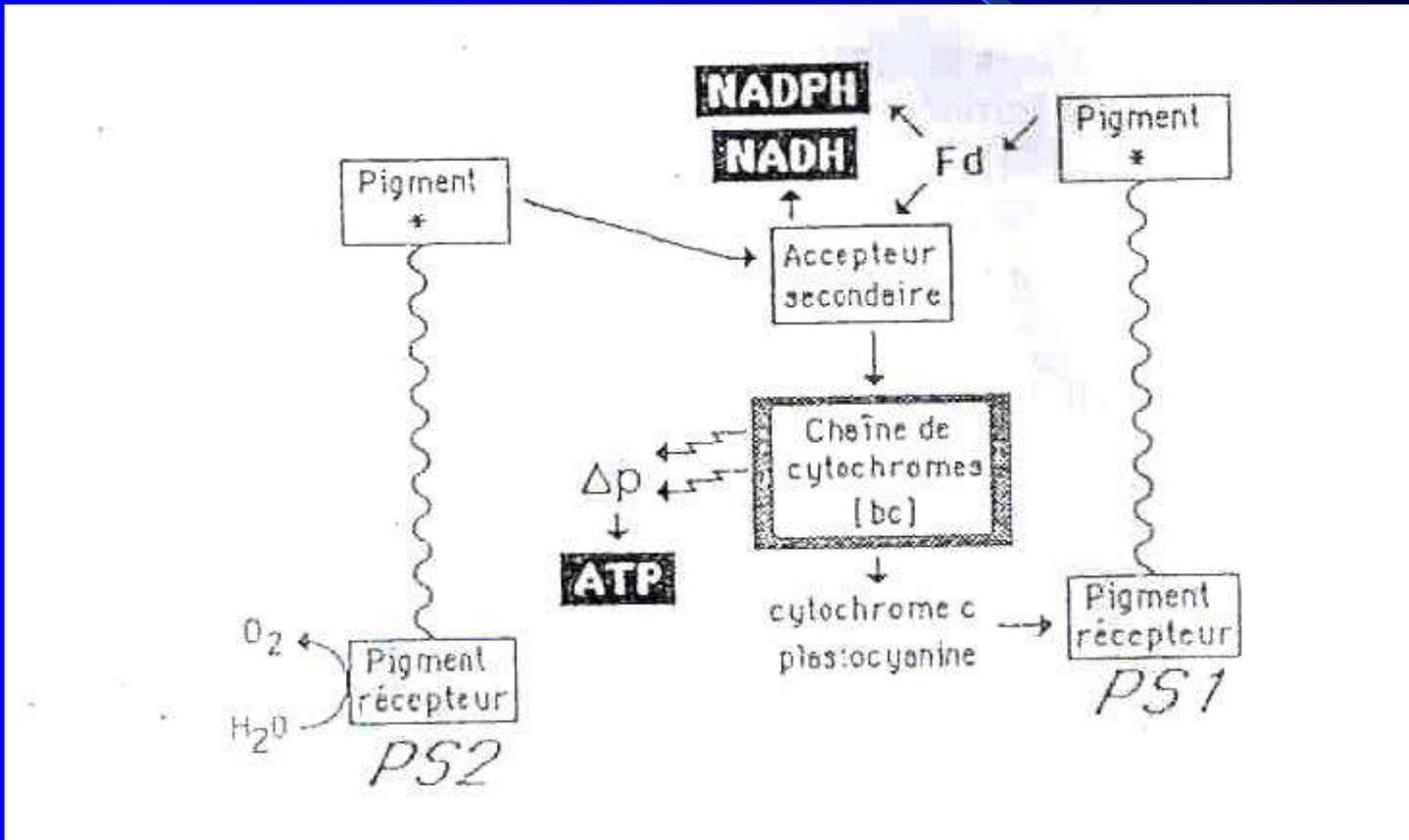
## **b. Bactéries vertes non sulfureuses**

- \* Bactériochlorophyles a et c.
- \* Donneurs d'é :
- - variété de sucres, d'acides aminés et d'acides organiques
- – H<sub>2</sub>S, H<sub>2</sub>,
- \* Généralement photohétérotrophes. parfois photoautotrophes ou chimiohétérotrophes
- (lorsque aérobies et à l'obscurité) Ex, *Chloroflexus*.

## 4.2. Bactéries photosynthétiques oxygéniques

- Bien que les cyanobactéries soient de vrais procaryotes, leur système photosynthétique est très proche de celui des eucaryotes
- → II contient la chlorophylle a et le photosystème II
- il réalise la photosynthèse oxygénique

# Figure 28. photosynthèse oxygénique



- \* Le photosystème I (PSI) peut fonctionner en photophosphorylation cyclique
- \* Le photosystème II (PS2) est spécialisé dans la collecte des électrons venant de l'eau.
- \* Bien que beaucoup de Cyanobactéries soient des photolithoautotrophes obligés, certaines peuvent se développer à l'obscurité comme des chimiohétérotrophes en oxydant le glucose et quelques autres sucres.

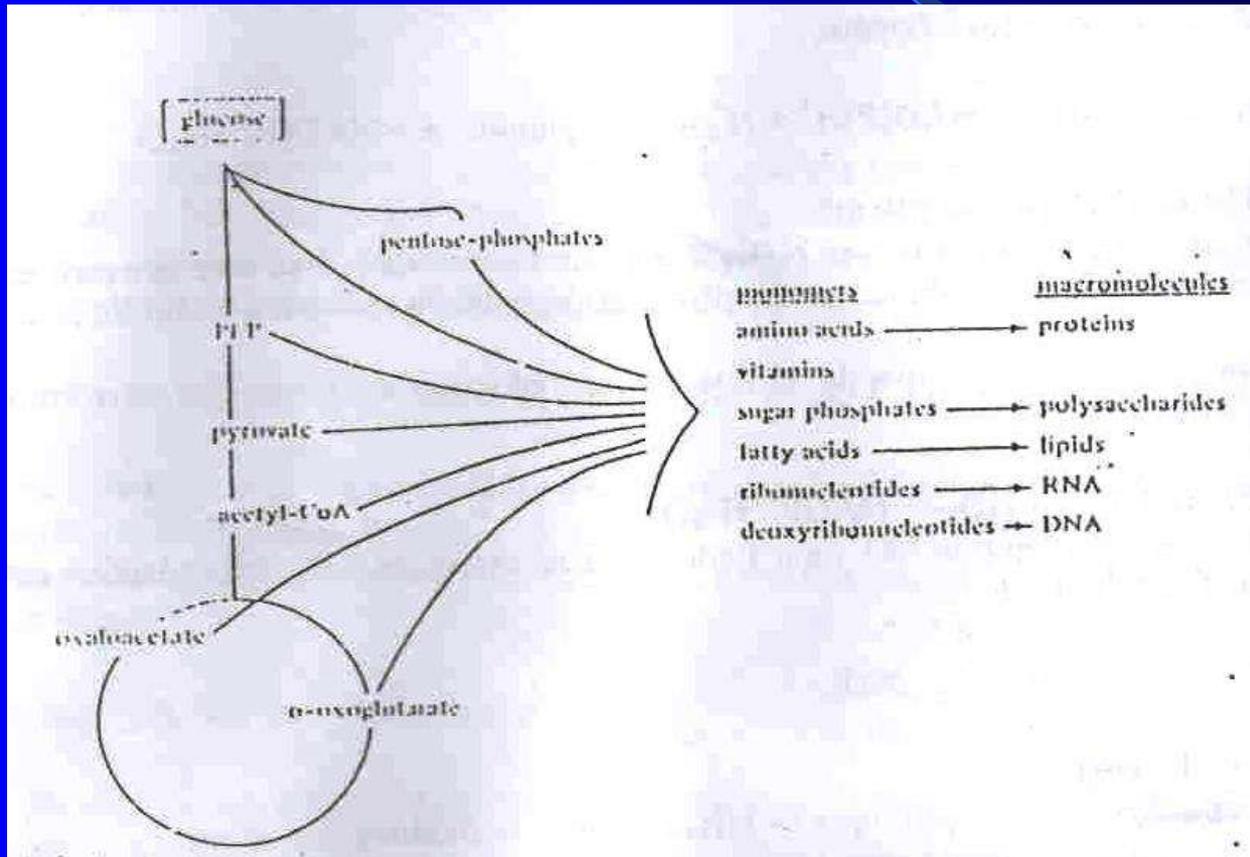
## II. L'utilisation de l'énergie dans la biosynthèse.



# Concepts

- 1. Au cours de l'anabolisme, les cellules utilisent de l'énergie libre pour construire des molécules et des structures plus complexes à partir des précurseurs plus petits et plus simples.
- 2. Les autotrophes utilisent l'ATP et le NADH provenant de la photosynthèse ou de l'oxydation des molécules inorganiques pour réduire le CO<sub>2</sub> et l'incorporer dans le matériel organique.
- 3. Le phosphore, sous forme de phosphate, peut être directement assimilé tandis que les composés azotés et soufrés inorganiques doivent souvent être réduits avant d'être incorporés dans le matériel organique.

# Figure 29. Schéma général de biosynthèse de matériel cellulaire à partir de glucose



- Comme l'anabolisme est la création d'ordre et comme une cellule est très organisée et complexe, il faut beaucoup d'énergie pour la biosynthèse. Ceci apparaît directement de l'analyse des valeurs approximatives de la capacité biosynthétique d'une culture d'*Escherichia coli* en croissance rapide.

## Tableau 4. La biosynthèse chez E. coli

Constituant cellulaire	Nombre de molécules par cellule <sup>a</sup>	Nombre de molécules synthétisées par seconde	Nombre de molécules d'ATP nécessaires par seconde pour la synthèse
ADN	1	0.00083	60.000
ARN	15.000	12.5	75.000
Polysaccharides	39.000	32.5	65.000
Lipides	15.000.000	12.500.0	87.000
Protéines	1.700.000	1.400.0	2.120.000

# L'assimilation du phosphore, du soufre et de l'azote inorganique

- 
- En plus de C. et d'O., la biosynthèse des microorganismes exige de grandes quantités de phosphore, de soufre et d'azote.
- Chacun de ceux-ci est assimilé ou incorporé dans des molécules organiques par voies différentes.

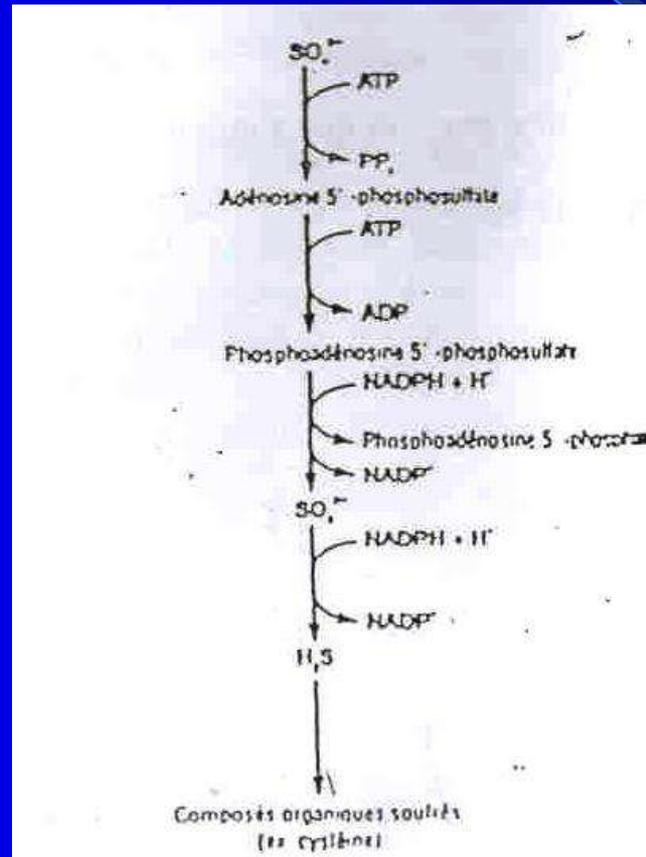
# L'assimilation du phosphore

- Le phosphore est présent dans les acides nucléiques, les phospholipides, l'ATP, les coenzymes (NADP).
- La source la plus courante de phosphore est le phosphate inorganique.
- Pi est incorporé par la formation d'ATP selon une des 3voies :
- 1. Par photophosphorylation
- 2. Par phosphorylation oxydative
- 3. Par phosphorylation au niveau du substrat.

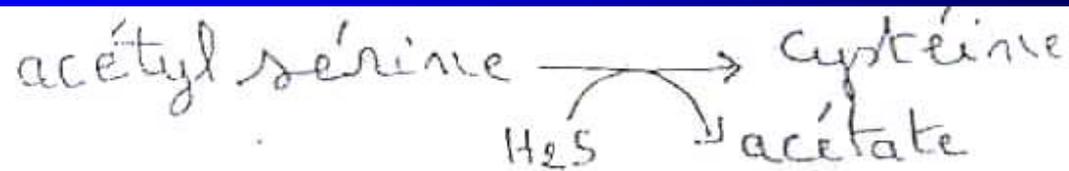
# L'assimilation du soufre

- Le soufre est nécessaire à la synthèse des acides aminés et de plusieurs coenzymes (ex.CoA).
- Le sulfate peut produire du soufre pour la biosynthèse.
- Le sulfate doit être réduit avant qu'il ne puisse être assimilé.
- Ce processus est appelé la réduction anabolique. La réduction anabolique du sulfate nécessite l'activation du sulfate par la formation de phosphoadénosine 5'phosphosulphate suivie de la réduction du sulfate.

# Figure 30. La voie de réduction du sulfate



- Beaucoup de bactéries attachent le  $H_2S$  à l'acétylsérine

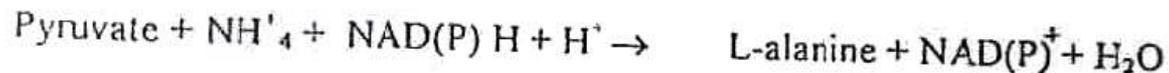


# *L'assimilation de l'azote*

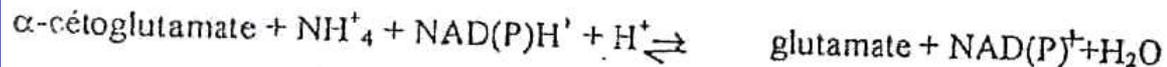
- *L'azote étant un composant des protéines, des acides nucléiques et des coenzymes.*
- Bien qu'il y ait beaucoup d'azote sous forme de gaz. Dans l'atmosphère, peu de microorganismes peuvent utiliser ce gaz comme source d'azote.
- La plupart des microorganismes doivent incorporer de l'ammoniaque ou du nitrate.

# L'incorporation de l'ammoniaque

- Quelques microorganismes synthétisent de l'alanine dans une réaction réductionnelle d'amination catalysée par l'alanine deshydrogénase :

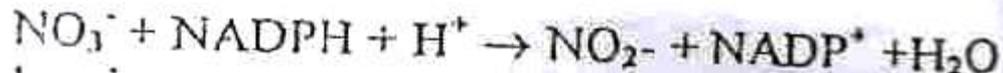


- La voie principale d'incorporation de l'ammoniaque est souvent la formation de glutamate à partir d' $\alpha$ -cétoglutarate.

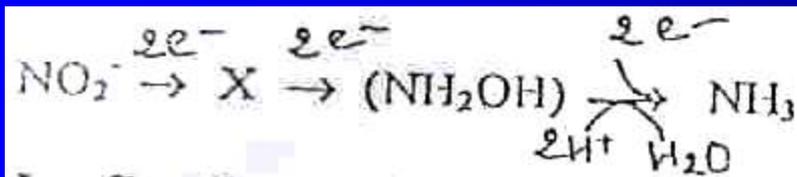


## La réduction anabolique du nitrate

- La nitrate doit d'abord être réduit en  $\text{NH}_4$  avant que l'azote ne puisse être converti en
- une forme organique. Cette réduction du nitrate est appelée la réduction anabolique du nitrate.
- La 1ère étape dans l'assimilation du nitrate est sa réduction en nitrite par la nitrate
- réductase.
- .



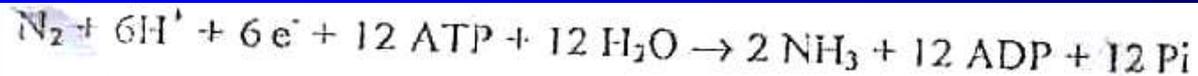
- La nitrite est ensuite réduit en  $\text{NH}_4$  par l'addition successive de 2 e-.
- cette réaction est catalysée par la nitrite réductase



# La fixation de l'azote

- La réduction de l'azote atmosphérique en  $\text{NH}_3$  s'appelle la fixation de l'azote.
- La fixation de l'azote se produit chez :
- 1 . des bactéries libres (*Azotobacter*, *Klebsiella*, *Clostridium*)
- 2. Des bactéries qui vivent en association symbiotique avec des plantes telles que les
- légumineuses (*Rhizobium*)

- 3. les Cyanobactéries (Nostoc)
- La réduction de l'azote en ammoniacque est catalysée par une enzyme qui s'appelle la nitrogénase.



# Exercice 7.

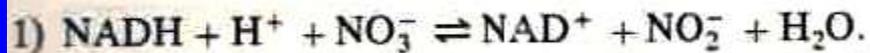
- **Exercice 7**

- Une bactérie dénitrifiante possède une chaîne transporteuse d'électrons, lui permettant de "respirer"; l'accepteur final d'électrons, au lieu d'être l'oxygène moléculaire comme dans l'aérobiose est le nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) réduit en nitrite ( $\text{NO}_2^-$ )- Les électrons sont introduits dans la chaîne de transporteurs d'électrons par le nicotinamide adénine dinucléotide réduit ( $\text{NADH} + \text{H}^+$ ).
- On donne les potentiels standards d'oxydoréductions suivantes, à 30 °C et à pH=7:
- $E_0'(\text{NAD}^+/\text{NADH}+\text{H}^+) = -0.32 \text{ V}$ ;  $E_0' (1/2 \text{ O}_2/\text{H}_2\text{O}) = +0,81 \text{ V}$ ;  $E_0' (\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-) = +0.42 \text{ V}$ .
-

- 1) Ecrire le bilan global des réactions réalisées par cette bactérie.
- 2) Calculer la variation d'enthalpie libre standard correspondante, sachant que
- $\Delta G_0' = -n F \Delta E_0$
- 
- $n$  représente le nombre d'électrons mis enjeu dans la transformation;  $F = 96\,500 \text{ J} \cdot \text{V}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,  $\Delta G_0'$  étant alors exprimé en  $\text{J} \cdot \text{mol}^{-1}$ .
- 
- 3) La "respiration nitrate" est-elle théoriquement plus ou moins exergonique que la respiration aérobie ? Justifier par le calcul.
-

# Exercice 7. Respiration anaérobie

## Correction



2)  $\Delta G'_0 = -nF \Delta E'_0 = -2 \cdot 96\,500 \cdot (0,42 - (-0,32)) = -142,8 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}.$

3) La respiration nitrate est moins exergonique que la respiration aérobie, car le potentiel standard de l'oxydant nitrate (0,42 V) est plus bas que celui de l'oxydant oxygène (0,81 V).

Respiration nitrate	Respiration aérobie
$\Delta G'_0 = 2 \cdot 96\,500 \cdot (0,42 - (-0,32))$	$\Delta G'_0 = -2 \cdot 96\,500 \cdot (0,81 - (-0,32))$
$\Delta G'_0 = -142,8 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$	$\Delta G'_0 = -218,1 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$

La respiration aérobie est plus exergonique, c'est la plus avantageuse biologiquement.



158



# Bon courage



## LIENS UTILES 🙌

### Visiter :

1. <https://biologie-maroc.com>

- Télécharger des cours, TD, TP et examens résolus (PDF Gratuit)

2. <https://biologie-maroc.com/shop/>

- Acheter des cahiers personnalisés + Lexiques et notions.
- Trouver des cadeaux et accessoires pour biologistes et géologues.
- Trouver des bourses et des écoles privées

3. <https://biologie-maroc.com/emploi/>

- Télécharger des exemples des CV, lettres de motivation, demandes de ...
- Trouver des offres d'emploi et de stage

