

## تحتاج الكائنات الحية الدقيقة إلى مصادر الكربون والطاقة للنمو.

Like all living things, microorganisms need sources of carbon and energy to grow. As those resources are depleted, organisms can do one of the following: they can die (most do), evolve to better use what little resource remains, or cannibalize other, less fortunate members of the community. The Current Research Highlight demonstrates that two competing communities of bacteria fixed to solid surfaces (biofilms) can also cooperate with each other to time-share access to limiting nutrients. And they do it using nerve-like communications. Nutrient sources can also influence the disease-causing potential of some pathogens. A recent report shows that *Clostridioides difficile* (formerly *Clostridium difficile*), which produces a potentially life-threatening bloody diarrhea, has somehow coupled the use of the sugar trehalose to increased toxin production and virulence.

Understanding how bacteria use food to increase cell mass and, ultimately, cell number enables us to control their growth and even manipulate them to make useful products. Yeasts, for example, consume glucose and break it down to ethanol and carbon dioxide gas. These end products are mere waste to the yeast, but extremely important to humans who enjoy beer.

[Chapter 4](#) provides a broad perspective of microbial growth, introducing topics that will be discussed further in later chapters. We start by discussing the nutrients that bacteria need to grow and the ways nutrients are used. For instance, how do different bacteria obtain carbon and nitrogen, where do they get their energy, and what mechanisms do they use to gather the nutrients they need? (The details of metabolism emerge in [Chapters 13, 14, and 15](#).) Next we explain how scientists use our knowledge of microbial nutrition to culture bacteria in the laboratory and measure their growth. And we consider why most bacterial species growing in natural environments fail to grow in the lab. We end by describing how bacteria form interactive communities and how some species differentiate to survive starvation or explore for new sources of food—all so they can grow again.

يمكن لمصادر المغذيات أيضًا أن تؤثر على قدرة بعض مسببات الأمراض على التسبب في المرض. يُظهر تقرير حديث أن بكتيريا Clostridium difficile (المعروف سابقاً باسم *Clostridium difficile*، التي تُسبب إسهالاً دموياً قد يهدد الحياة، قد ربطت بطريقة ما استخدام سكر التريهالوز بزيادة إنتاج السموم وزيادة ضراوتها.

على سبيل المثال، يمكن لخلية واحدة من بكتيريا الإشريكية القولونية أن تقسم لتكوين خليتين كل 30-20 دقيقة. بمعدل 30 دقيقة لكل اقسام، يمكن للخلية الواحدة أن تتضاعف إلى أكثر من  $1 \times 10^{14}$  خلية في 24 ساعة. هذا يعادل 100 تريليون كائن حي! على الرغم من أن وزن هذه الخلايا لا 100 تريليون يبلغ حوالي غرام واحد

تشكل ستة مغذيات برى - الكربون، والنيتروجين، والفسفور، والميدروجين، والأكسجين، والبروتينات - الكريوهيدرات، والدهون، والأحماض، والبروتينات في الخلية، أما المغذيات البرى الأربع الأخرى، فهي كاتيونات تعمل كعوامل مساعدة لإنزيمات محددة  $+Fe_{2+}$ ،  $+Mg^{2+}$  أو تعمل كجزئيات إشارة  $+Ca^{2+}$ . كما تحتاج جميع الخلايا إلى كميات صغيرة جدًا من بعض العناصر النزرة، والتي تسمى المغذيات الدقيقة. وتشمل هذه العناصر الكوبالت، والنحاس، والمنغنيز، والموليبدينوم، والنikel، والزنك، وهي ملوثات نزرة شائعة الوجود على الأوانى الزجاجية في الماء، ونتيجة لذلك، لا تضاف هذه العناصر النزرة إلى أوساط المختبر إلا بعد اتخاذ إجراءات صارمة لإزالة هذه العناصر من الوسط أولًا. تحتاج الخلايا إلى المغذيات الدقيقة كمكونات أساسية لإنزيمات أو العوامل المساعدة. فالكوبالت، على سبيل المثال، جزء من فيتامين بـ12، العامل المساعد.

## 4.1 Microbial Nutrition

Bacterial cells look simple but are remarkably complex and efficient replication machines.

One cell of *Escherichia coli*, for example, can divide to form two cells every 20–30 minutes. At a rate of 30 minutes per division, one cell could potentially multiply to over  $1 \times 10^{14}$  cells in 24 hours. That's 100 trillion organisms! Although these 100 trillion cells would weigh only about 1 gram altogether, the mass of cells would explode to  $10^{14}$  grams (that is,  $10^7$  tons) after another 24 hours (two days total) of replicating every 30 minutes. Why, then, are we not buried under mountains of *E. coli*?

**إمدادات المغذيات تحد من نمو الميكروبات**

### Nutrient Supplies Limit Microbial Growth

أحد العوامل التي تحد من النمو هو محدودية إمداد العناصر الغذائية. ف الواقع، غالباً ما تعيش الميكروبات في أماكن تندى فيها العناصر الغذائية بسبب محدودية توفرها أو المنافسة. العناصر الغذائية الأساسية هي مركبات يحتاجها الميكروب ولا يستطيع إنتاجها. يحتاج الكائن الحي إلى إيجاد هذه العناصر الغذائية واستهلاكها من بيته المباشرة. إذا استنفدت إحدى العناصر الغذائية الأساسية، تتوقف الميكروبات عن النمو.

One factor limiting growth is the finite supply of nutrients. Microbes, in fact, often live where nutrients are scarce because of limited availability or competition. Essential nutrients are compounds that a microbe must have but cannot make. The organism needs to find and import these nutrients from the immediate environment. If an essential nutrient becomes depleted, microbes stop growing. How organisms cope with these periods of starvation will be discussed later.

All microorganisms require a minimum set of macronutrients, nutrients needed in large quantities (as discussed in Chapter 3). Six macronutrients—carbon, nitrogen, phosphorus, hydrogen, oxygen, and sulfur—make up the carbohydrates, lipids, nucleic acids, and proteins of the cell. Four other macronutrients are cations that serve as cofactors for specific enzymes ( $Mg^{2+}$ ,  $Fe^{2+}$ , and  $K^{+}$ ) or act as regulatory signaling molecules ( $Ca^{2+}$ ). All cells also require very small amounts of certain trace elements, called micronutrients. These include cobalt, copper, manganese, molybdenum, nickel, and zinc, which are ubiquitous trace contaminants on glassware and in water. As a result, these six elements are not added to laboratory media unless heroic measures have been taken to first remove the elements from the medium. Cells require micronutrients as essential components of enzymes or cofactors. Cobalt, for instance, is part of the cofactor vitamin  $B_{12}$ .

تحتاج جميع الكائنات الحية الدقيقة مجموعة دنيا من المغذيات الكبرى، وهي مغذيات برى.

All cells require nutrients to increase biomass and generate energy. Some organisms, such as the common laboratory bacterium *E. coli*, make all their cell wall and membrane components, proteins, nucleic acids, and lipids using a very simple recipe: a carbohydrate such as glucose (the source of carbon, hydrogen, and oxygen), plus ammonia (nitrogen), sodium phosphate, and potassium phosphate. For other microbes, this basic set of nutrients is insufficient. For example, *Borrelia burgdorferi*, the cause of Lyme disease, requires an extensive mixture of complex organic supplements to grow. We now provide a brief overview of the many ways in which different microbes use nutrients to increase biomass and produce energy.

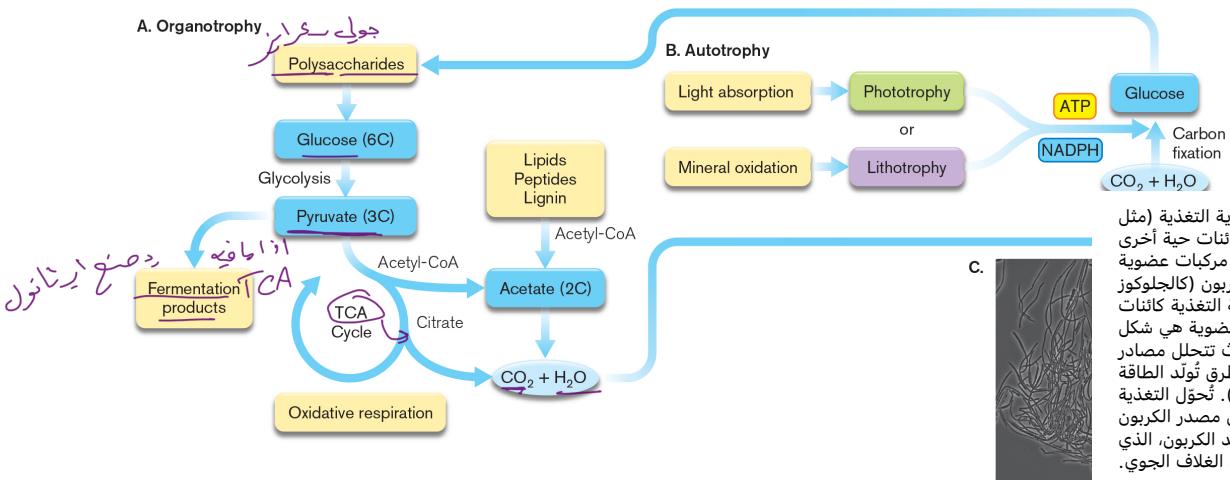
هناك العديد من الطرق التي تستخدم بها الميكروبات المختلفة العناصر الغذائية لزيادة الكتلة الحيوية وإنماج الطاقة.

تصنع بكتيريا الإشريكية القولونية جميع مكونات جدرانها الخلوية وأغشيتها، والبروتينات، والأحماض النتروجينية، والدهون باستخدام وصفة بسيطة للغاية: كريوهيدرات مثل الجلوكوز إلى الأمونيا (النيتروجين)، وفوسفات الصوديوم، وفوسفات البوتاسيوم.

إن الحفاظ على الحياة على هذا الكوكب عملية مذهلة. جميع أشكال الحياة على الأرض تعتمد على الكربون، ولكنه مورد محدود يجب إعادة تدويره للحفاظ على الحياة. تتضمن عملية إعادة التدوير، التي تُسمى دورة الكربون، نوعين متوازيين من الأيض: التغذية غيرية التغذية، التي تحلل المواد الغذائية متعددة الكربون (المركبات العضوية) إلى ثاني أكسيد الكربون؛ والتغذية الذاتية، التي تعيد تجميع جزيئات ثاني أكسيد الكربون إلى مواد غذائية متعددة الكربون.

## Microbes Build Biomass through Autotrophy or Heterotropy

Maintaining life on this planet is an amazing process. All of Earth's life forms are based on carbon, but carbon is a limited resource that must be recycled to maintain life. The recycling process, called the carbon cycle, involves two counterbalancing kinds of metabolism: heterotropy, which breaks down multicarbon nutrients (organic compounds) to carbon dioxide; and autotropy, which reassembles CO<sub>2</sub> molecules into multicarbon nutrients (Fig. 4.1). The metabolic details of these pathways are discussed later, in Chapters 13 and 14.



تعتمد الكائنات غيرية التغذية (مثل الإشريكية القولونية) على كائنات حية أخرى (ذاتية التغذية) لتكوين مركبات عضوية مستخدمتها لمصادر للكربون (كالجلوكوز مثلاً). معظم الكائنات غيرية التغذية كائنات عضوية التغذية، التغذية العضوية هي شكل من أشكال الأيض، حيث تحول مصادر الكربون العضوية بطرق تُوَدِّن الطاقة (الأكسدة) (الشكل 4.1). تحول التغذية العضوية كمية كبيرة من مصدر الكربون العضوي إلى ثاني أكسيد الكربون، الذي يُطلق بعد ذلك في الغلاف الجوي.

**FIGURE 4.1 ■ The carbon cycle.** The carbon cycle requires both autotrophs and heterotrophs. **A.** Heterotrophs gain energy from degrading complex organic compounds (such as polysaccharides) to smaller compounds (such as glucose and pyruvate). The carbon from pyruvate moves through the tricarboxylic acid (TCA) cycle and is released as CO<sub>2</sub>. In the absence of a TCA cycle, the carbon can end up as fermentation products, such as ethanol or acetic acid. **B.** Autotrophs use light energy or energy derived from the oxidation of minerals to capture CO<sub>2</sub> and convert it to complex organic molecules. **C.** *Chloroflexus aggregans*, originally isolated from hot springs in Japan, possesses extraordinary metabolic versatility. It grows anaerobically (without oxygen) as a photoheterotroph and aerobically (with oxygen) as a chemoheterotroph.

Heterotrophs (such as *E. coli*) rely on other organisms (autotrophs) to form organic compounds that heterotrophs use as carbon sources (glucose, for instance). Most heterotrophs are organotrophs. **Organotrophy** is a form of metabolism in which organic carbon sources are broken down in ways that generate energy (oxidation) (Fig. 4.1A). Organotrophy converts a large amount of the organic carbon source to CO<sub>2</sub>, which is then released to the atmosphere. Thus, left on their own, organotrophs would deplete the world of organic carbon sources (converting them to unusable CO<sub>2</sub>) and then starve to death. For life to continue, CO<sub>2</sub> must be recycled into organic compounds by autotrophs.

لكي تستمر الحياة، يجب إعادة تدوير ثاني أكسيد الكربون إلى مركبات عضوية عن طريق الكائنات ذاتية التغذية

Autotrophs (such as cyanobacteria) assimilate CO<sub>2</sub> gas as a carbon source via CO<sub>2</sub> fixation. The process reduces CO<sub>2</sub> (adding hydrogen atoms) to generate complex, organic cell constituents made up of C, H, and O (for example, carbohydrates, which have the general formula CH<sub>2</sub>O; Fig. 4.1B). When autotrophs later die or are eaten, these organic compounds can be used as carbon sources by heterotrophs. Autotrophs are classified as photoautotrophs or chemolithoautotrophs by how they obtain energy. Photoautotrophs use light energy to fix CO<sub>2</sub> into biomass, whereas chemolithoautotrophs fix CO<sub>2</sub> using chemical reactions without light. Most chemolithoautotrophs gain energy by oxidizing inorganic substances such as iron or ammonia (described next). In addition, many microorganisms (for example, phototrophic soil bacteria) can use both organotrophy and autotrophy to gain carbon.

يمكن استخدام كل من التغذية العضوية والتغذية الذاتية للحصول على الكربون.

جنة من الفعل

تستوعب الكائنات ذاتية التغذية (مثل البكتيريا الزرقاء) غاز ثاني أكسيد الكربون كمصدر للكربون عبر تثبيته. تُخزن هذه العملية ثاني أكسيد الكربون (إضافة ذرات الهيدروجين) لتوليد مكونات خلوية عضوية معقدة تتكون من الكربون والهيدروجين والأكسجين (على سبيل المثال، الكربوهيدرات، التي لها الصيغة العامة CH<sub>2</sub>O؛ الشكل 4.1 بـ). عندما تموت الكائنات ذاتية التغذية لاحقاً أو تُؤكل، يمكن للكائنات ذاتية التغذية استخدام هذه المركبات العضوية كمصادر للكربون. تُصنف الكائنات ذاتية التغذية ضوئية أو كائنات ذاتية التغذية كيميائية حيوية بناءً على كيفية حصولها على الطاقة. تستخدم الكائنات ذاتية التغذية الضوئية طاقة الضوء لثبيت ثاني أكسيد الكربون في الكتلة الحيوية.

## Microbes Obtain Energy through Phototrophy or Chemotrophy

Although the macronutrients mentioned earlier (C, N, P, H, O, and S) provide the essential building blocks to make proteins and other cell structures, all synthetic processes require an energy source. Depending on the organism, energy can be obtained from chemical reactions triggered by the absorption of light (phototrophy—for example, photosynthesis)

ماذا لو أجرى ميكروبٌ ما أكثر من نوعٍ واحدٍ من عمليات الأيض؟ يمكن للعديد من بكتيريا التربة والمائمة الحرّة الحصول على الطاقة من التغذية الحجرية والتغذية الضوئية، كل ذلك في خلية واحدة. تُسمى هذه الميكروبات مختلطة التغذية. أما مختلطة التغذية الضوئية فهي نوعٌ من مختلطة التغذية، تمتلك أنظمةً جينيةً متعددةً تُعبّر عنها في ظروفٍ مختلفةٍ لإنتاج نواتج تؤدي وظائف مختلفة. على سبيل المثال، ينمو فطر رودوسپيريلوم روبيروم بالتجزئة الضوئية عند توفر الضوء وغياب الأكسجين، ولكنه ينمو عن طريق التنفس، دون امتصاص الضوء، عند توفر الأكسجين.

13 and 14.

What if a microbe conducts more than one type of metabolism? Many free-living soil and aquatic bacteria can obtain energy from lithotrophy and phototrophy, all in one cell. Such microbes are called mixotrophs. A phototroph is a type of mixotroph that has multiple gene systems expressed under different conditions to yield products that carry out different functions. For example, Rhodospirillum rubrum grows by phototrophy when light is available and oxygen is absent, but by respiration, without absorbing light, when O<sub>2</sub> is available.

Mix

In chemotrophy, the amount of energy harvested from oxidizing a compound depends on the compound's reduction state. The more reduced the compound is, the more electrons it

has to give up and the higher its potential energy yield. A reduced compound, such as glucose, can donate electrons to a less reduced (more oxidized) compound, such as nicotinamide adenine dinucleotide (NAD), releasing energy (in the form of donated electrons). Glucose, itself becomes oxidized in the process. NAD is a cell molecule critical to energy metabolism and is discussed, along with oxidation-reduction reactions, in [Chapter 13](#).

In short, microbes are classified on the basis of their carbon and energy acquisition as follows:

تُكون الكائنات ذاتية التغذية الكتلة الحيوية بثبيت ثاني أكسيد الكربون في جزيئات عضوية مُعقدة، وتحصل على الطاقة من خلال أحد مسارات أينسين عاقيب، إما باستخدام الضوء أو باكسدة المركبات غير العضوية.

- **Autotroph (autotrophy).** Autotrophs build biomass by fixing CO<sub>2</sub> into complex organic molecules. Autotrophs gain energy through one of two general metabolic routes that either use light or oxidize inorganic compounds.

تُنتج الكائنات ذاتية التغذية الكيميائية الطاقة من أكسدة الجزيئات غير العضوية، مثل الحديد والكربون والنيتروجين. تُستخدم هذه الطاقة لثبيت ثاني أكسيد الكربون في الكتلة الحيوية.

- ❖ **Chemolithoautotroph (chemolithoautotrophy).** Chemolithoautotrophs produce energy from oxidizing inorganic molecules such as iron, sulfur, or nitrogen. This energy is used to fix CO<sub>2</sub> into biomass.

- ❖ **Photolithoautotroph (photoautotrophy).** Photolithoautotrophs generate energy from light absorption and use that energy to fix CO<sub>2</sub> into biomass. Capturing the energy from light involves the photoexcitation of electrons generated by the photolysis of H<sub>2</sub>O, H<sub>2</sub>S, or another inorganic molecule.

تُحلل الكائنات الحية الأخرى للحصول على الطاقة وجمع الكربون لبناء كتلتها الحيوية، يمكن تقسيم عملية الأيض غيرية التغذية إلى فئتين، بناءً على ما إذا كان

- **Heterotroph (heterotrophy).** Heterotrophs break down organic compounds from other organisms to gain energy and to harvest carbon for building their own biomass. Heterotrophic metabolism can be divided into two classes, also based on whether light is involved.

**Chemoorganoheterotrophy.** Chemoorganoheterotrophs obtain energy and carbon for biomass solely from organic compounds. Chemoheterotrophy is also called just heterotrophy.

**Photoorganotroph (photoorganotrophy).** Photoorganotrophs obtain energy from the catabolism (breakdown) of organic compounds and through light absorption. Organic compounds are broken down and used to build biomass.

The survival and metabolism of any one group of organisms depends on the survival and metabolism of other groups of organisms. For example, the cyanobacteria, a type of photosynthetic microorganism that originated 2.5–3.5 billion years ago, produce about half of the oxygen we breathe. Cyanobacteria also depend on heterotrophic bacteria to consume the molecular oxygen that the cyanobacteria produce, since oxygen by-products can be toxic to cyanobacteria.

حالياً

يعتمد بقاء أي مجموعة من الكائنات الحية واستقلابها على بقاء مجموعات أخرى واستقلابها. على سبيل المثال، تُنتج البكتيريا الزرقاء، وهي نوع من الكائنات الحية الدقيقة التي تقوم بعملية التمثيل الضوئي، والتي نشأت قبل 3.5-2.5 مليار سنة، حوالي نصف الأكسجين الذي تنفسه. كما تعتمد البكتيريا الزرقاء على البكتيريا غيرية التغذية لاستهلاك الأكسجين الجزيئي الذي تُنتجه، لأن نواتج الأكسجين الثانوية قد تكون سامة لها.

Today, cyanobacteria (and other phytoplankton) form the base of Earth's marine food



ملاحظة: في علم الأحياء، تشير اللاحقة "-trophy" إلى اكتساب العناصر الغذائية. تساعد البادئات التالية لمصطلحات "-trophy" على التمييز بين الأشكال المختلفة لعملية بناء الكتلة الحيوية (مصدر الكربون) وعملية إنتاج الطاقة (مصدر الطاقة).

chain.

The autotrophic cyanobacteria fix carbon in the ocean and are eaten by heterotrophic protists. The protists are then devoured by fish, and the fish produce the CO<sub>2</sub> fixed by the cyanobacteria. And eventually, we eat the fish.

**Note:** In biology, the suffix "-trophy" refers to the acquisition of nutrients. The following prefixes for "-trophy" terms help distinguish different forms of biomass-building (carbon source) and energy-yielding (energy source) metabolism.

Carbon source for building biomass:

**Auto-**: CO<sub>2</sub> is fixed and assembled into organic molecules.

**Hetero-**: Preformed organic molecules (having two or more carbon atoms).

Energy source:

**Photo-**: Light absorption captures energy.

**Chemo-**: Preformed molecules; organic or inorganic.

Electron source:

**Litho-**: Inorganic molecules donate electrons.

**Organo-**: Organic molecules donate electrons.

## Energy Is Stored for Later Use

*أختنا قبل ملخص* ✕

Whatever the source, energy, once obtained, must be converted to a form useful to the cell. This form can be chemical energy, such as that contained in the high-energy phosphate bonds in adenosine triphosphate (ATP), or it can be electrochemical energy, which is stored in the form of an electrical potential generated between compartments separated by a membrane (see [Chapter 14](#)). Energy stored by an electrical potential across the membrane is known as the [membrane potential](#) (for most cells the membrane potential is more negative inside than outside).

A membrane potential is generated when chemical (or light) energy is used to pump protons (H<sup>+</sup>), Na<sup>+</sup>, or K<sup>+</sup> to the outside of the cell, making the cation concentration (positive charges) greater outside the cell than inside. For example, membrane proteins such as cytochrome oxidases use energy from respiration to pump protons across the cell membrane, and out of the cell, generating a proton gradient. The proton gradient ( $\Delta\text{pH}$ )