

Chapitre II. Catabolismes des glucides

1 introduction

Le **métabolisme des glucides** est l'ensemble des divers processus biochimiques responsables de la formation, la dégradation et de l'**inter conversion** des glucides chez les organismes vivants. Le **catabolisme des glucides** correspond aux réactions chimiques qui conduisent à la dégradation de molécules (catabolisme) de glucides pour produire de l'énergie.

Les glucides susceptibles d'être dégradés par les **microorganismes sont nombreux et variés.** Les polyholosides comme l'amidon, la cellulose, l'inuline et parfois des plus petites molécules comme le saccharose sont incapables de pénétrer dans la cellule. Ils doivent être au préalable découpés en fragments de faible poids moléculaire **par des enzymes hydrolytiques**, excrétées par le microorganisme dans le milieu. Les produits formés pénètrent ensuite dans la cellule. Dans la plupart des cas, la transformation des (macromolécules glucidiques, ainsi que de diverses autres substances organiques, aboutit à la formation hexose (essentiellement glucose) ou de pentoses. **Le glucose** est le point de départ des principales voies du catabolisme cellulaire.

2- Dégradation de l'amidon

L'amidon constitue la principale réserve glucidique végétale, il renferme deux polysaccharides en proportions variables selon les cas : l'amylose (constituant majeur) et l'amylopectine (constituant mineur). L'amylose est une molécule flexible, de structure linéaire correspondant à plusieurs centaines de résidus α D-glucopyranose unis par des liaisons 1-4. L'amylopectine est aussi un polymère du glucose, composé de chaînes linéaires similaires à celle de l'amylose, mais reliées les unes aux autres par des liaisons α (1-6). Les points de branchement sont distants d'environ 20 à 30 unités de glucose. Les amylases microbiennes peuvent être classées essentiellement en deux grands groupes en fonction de leur mode d'attaque :

- **α -amylase ou α (1-4)-glucane glucohydrolase**
- **Glucoamylase ou α (1-4)-glucane glucohydrolase**

Test d'amylase (Voir TP)

3- Dégradation de la cellulose

La cellulose est un polymère linéaire de D-glucose, les molécules de glucose sont liées entre elles par des liaisons β (1-4). Des microorganismes cellulolytiques sont rencontrés dans une grande variété de

genres bactériens (*Acetivibrio*, *Bacillus*, *Cellovibrio*, *Cellulomonas*, *Clostridium*, *Cytophaga*, *Erwinia*, *Streptomyces*...) et de moisissures (*Aspergillus*, *Cladosporium*, *Penicillium*, *Fusarium*...), qui jouent un rôle de premier plan dans le cycle du carbone. Chez les levures ces enzymes sont rares.

4. Dégradation du saccharose

Le saccharose est d'abord hydrolysé en glucose et fructose par l'invertase présente chez de nombreuses levures (*Candida utilis*, *Saccharomyces cerevisiae*...), de nombreuses moisissures (*Aspergillus niger*, *Penicillium chrysogenum*...) et de nombreuses bactéries (*Clostridium pasteurianum*, *Streptococcus*...). Après hydrolyse du lactose, le glucose formé est dégradé par l'une des voies ultérieurement décrites.

5. Dégradation du lactose

De nombreux microorganismes possèdent une β -galactosidase : des levures (*Kluyveromyces*, *Candida*...), des moisissures (*Aspergillus*...), des bactéries (*E. coli*, *Lactobacillus*, *Bacillus*...). Après hydrolyse du lactose, le glucose formé est dégradé par l'une des voies ultérieurement décrites.

Test de β -galactosidase

6. Dégradation du maltose

Il est généralement hydrolysé en 2 molécules de glucose par une maltase (ou glucoamylase).

7. Catabolisme du glucose

La voie de dégradation des hexoses la plus anciennement connue est la glycolyse qui conduit à la formation transitoire d'acide pyruvique. Il existe des alternatives de la glycolyse chez une grande variété de microorganismes aérobies ou anaérobies. Ces voies sont empruntées soit de façon exclusive, soit **concurrentement** avec la glycolyse.

7.1. La glycolyse ou voie d'Embden-Meyerhof-Parnas (EMP)

Cette voie dite d'hexose **diphosphate**, est une suite de réactions permettant la transformation du glucose en deux molécules de pyruvate, au cours de laquelle sont produites deux molécules de **NADH** et **deux molécules d'ATP** (4 ATP formés par phosphorylation au niveau du substrat et 2 ATP consommés). La glycolyse est très largement répandue parmi les microorganismes : **levures, moisissures, bactéries aéro-anaérobies** (Entérobactéries...). Pour certains, le glucose est dégradé exclusivement, ou presque, par cette voie (*Streptomyces griseus* 97%, *Trypanosoma* 100%).

Les points importants de la chaîne de la glycolyse sont :

- Activation du glucose sous forme de glucose-6P au moyen d'ATP, isomérisation et seconde phosphorylation pour donner du fructose-1,6-diphosphate et deux ADP.
- Clivage du fructose-1,6 diP en deux molécules de triose-phosphate, sous l'action de l'aldolase (enzyme caractéristique de cette voie métabolique).
- Isomérisation de 3-phosphoglyceraldéhyde/dihydroxyacétone-phosphate et déshydrogénation avec réduction de NAD⁺. Cette réaction s'accompagne d'une phosphorylation au niveau du substrat et conduit à la formation de 1,3 diphosphoglycérate (possède une liaison riche en énergie).
- Transfert d'une liaison ester phosphorique du 1,3diphosphoglycérate à l'ADP.
- Transfert de la liaison ester phosphorique du phosphoénolpyruvate à l'ADP et formation de pyruvate et ATP.

Le bilan du Processus est :

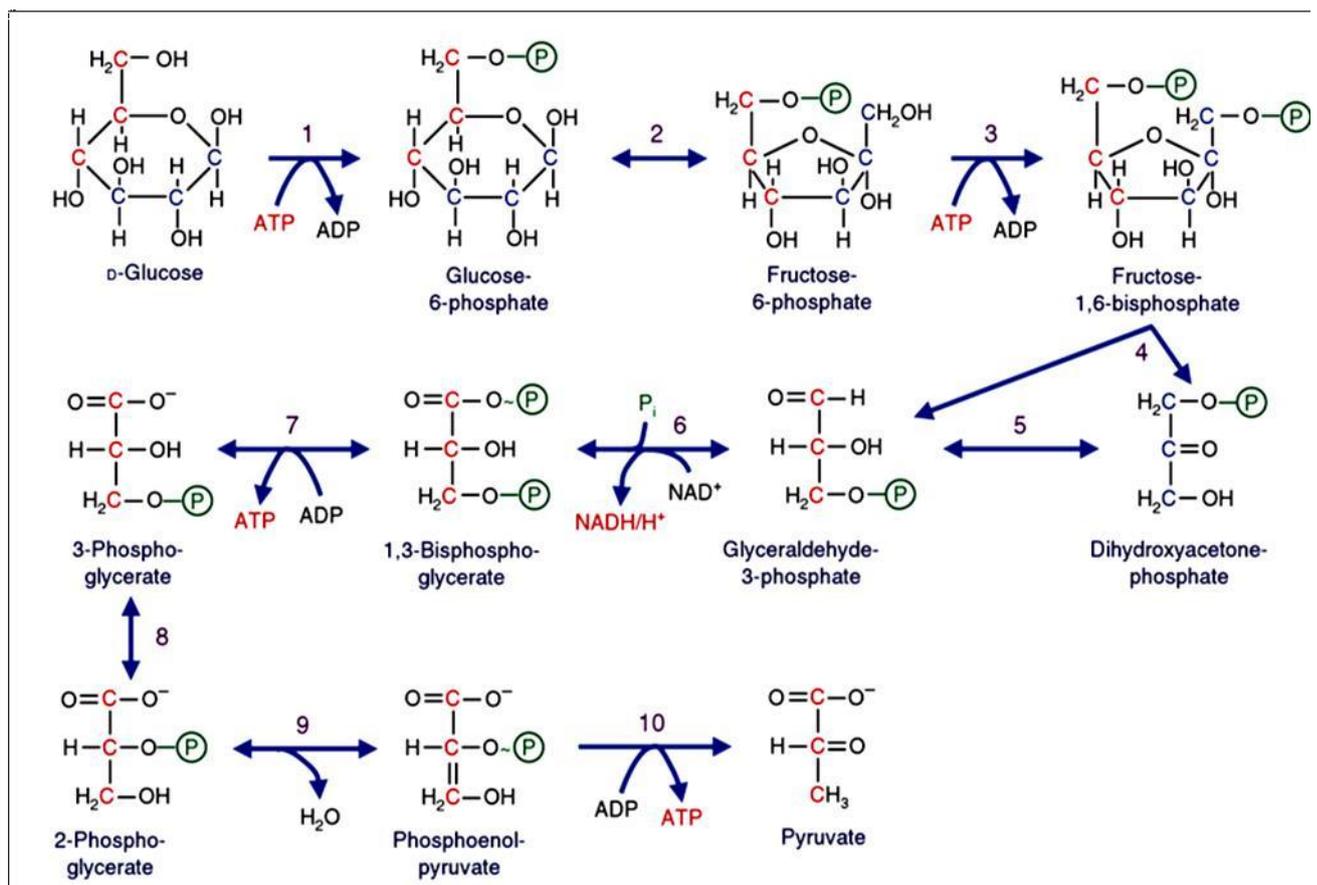


Figure 6 : Voie de la glycolyse (voie d'Embden-Meyerhof Parnas)

(1) (ATP-dépendant) hexokinase,
(2) phosphoglucoisomérase (PGI),

(6) glyceraldéhyde-3-phosphate déshydrogénase (GAPDH),
(7) phosphoglycérokinase (PGK),

(3) (ATP-dependent) phosphofructokinase (PFK),
(4) fructose biphosphate aldolase (FBA),
(5) triose phosphate isomerase,

(8) phosphoglycerate mutase (PGM),
(9) (phosphoglycerate) enolase,
(10) Pyruvate kinase (PYK)

7.2 Alternatives à la glycolyse

7.2.1. La voie des pentoses phosphates ou voie des **hexoses monophosphates** ou bien encore la voie de **Otto Warburg, Frank Dickens et Bernard Horecker**.

Cette voie aérobie est très importante car elle fournit des pentoses, requis pour la synthèse des acides nucléiques et des groupements prosthétiques contenant des nucléotides. Elle fournit également les éléments nécessaires à la synthèse des acides aminés aromatiques et des vitamines. La voie de d'hexose monophosphate ne produit pas directement de l'énergie, mais le NADPH₂ formé est une source d'ATP lorsque les électrons sont transportés jusqu'à l'oxygène par l'intermédiaire de la chaîne respiratoire ; le NADPH₂ peut être également utilisé par le métabolisme lipidique. La voie de l'hexose monophosphate ne fournit pas directement de l'énergie, mais le NADH₂ formé est une source d'ATP lorsque les électrons sont transportés jusqu'à l'oxygène par l'intermédiaire de la chaîne respiratoire. Le NADPH₂ formé peut être utilisé également par le métabolisme lipidique.

Cette voie est **présente, aux côtés de la glycolyse** à des proportions variables, chez de nombreux microorganismes. Les premières étapes conduisent à la formation de **gluconate-6P** et sont communes avec d'autres voies respiratoires et fermentaires. A partir du gluconate-6P, il y a formation de **ribulose-5P**, point de départ du cycle oxydatif des pentoses-P.

L'équation globale est la suivante (figure) :



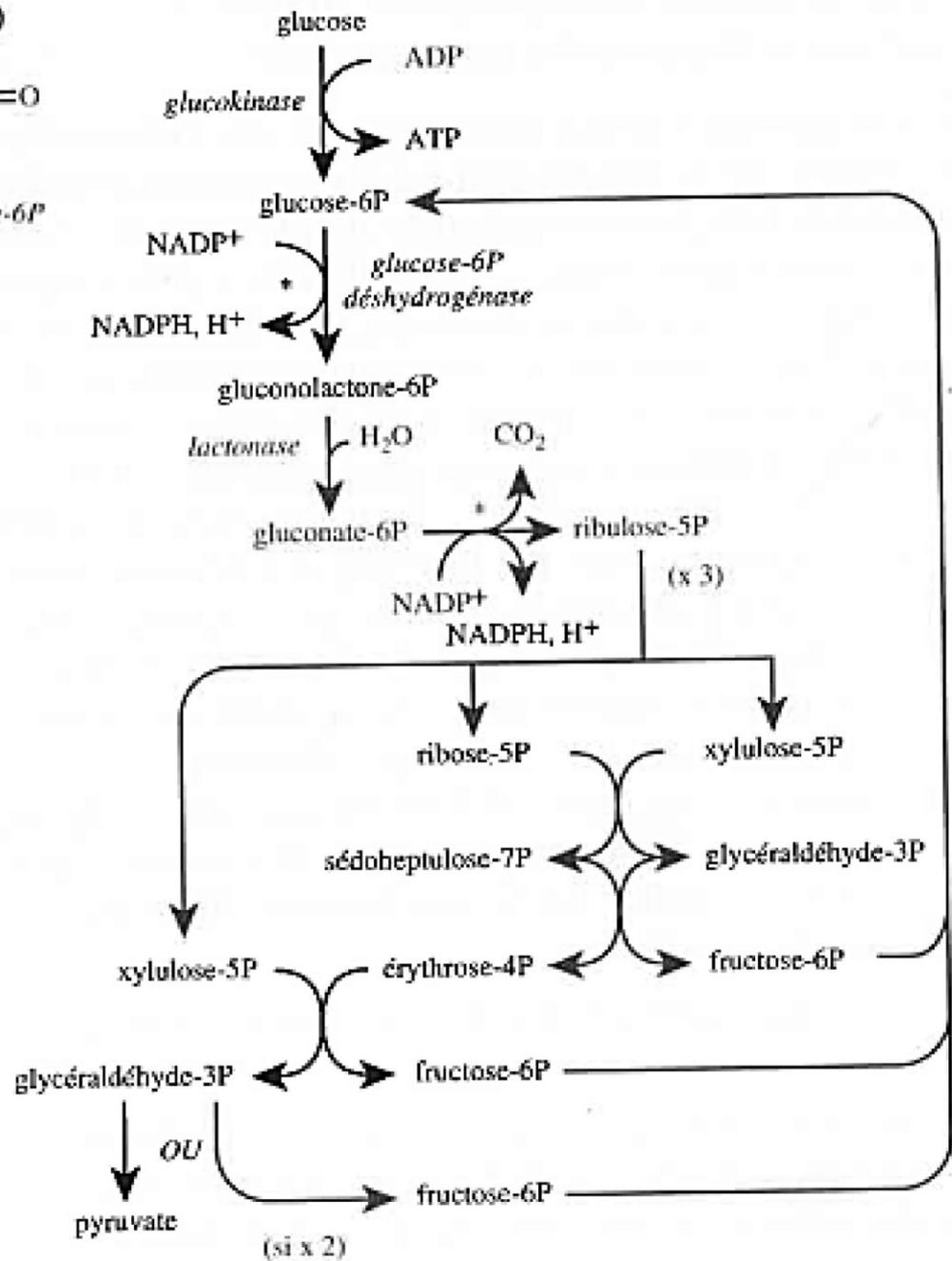
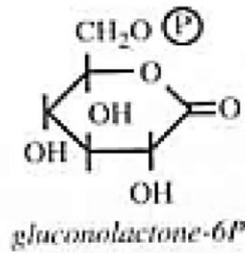


Figure 7 :Voie d'hexose monophosphate (voie de Warburg- Dichens- Horeker

* parfois NAD⁺/NADH,H⁺

Les connexions entre la voie de la **glycolyse** et celle de **l'hexose monophosphate** sont nombreuses (figure). Le glycéraldéhyde-3P peut être transformé en pyruvate. Le pyruvate est utilisé par les voies que nous verrons ultérieurement (métabolisme de pyruvate). Le glycéraldéhyde-P peut aussi être condensé en fructose-6P par la glycéraldéhyde-P-aldolase .

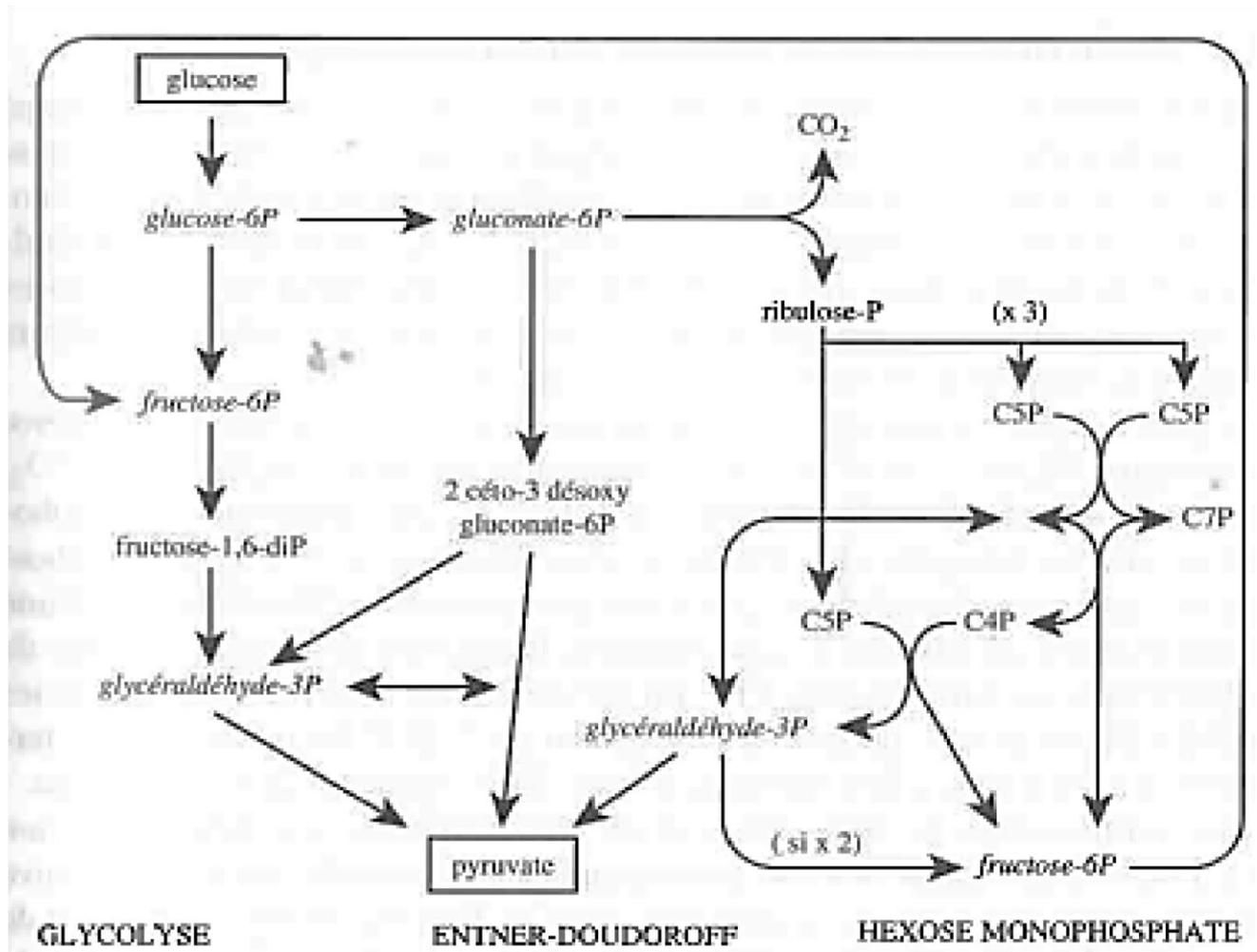


Figure 8 : Représentation schématique des rapports entre la glycolyse et les autres voies

On peut décomposer la voie des pentoses phosphates en 3 parties :

- une partie oxydative : série de réactions qui oxydent le glucose-6P, réduisent le NADP⁺ en NADPH et aboutissent à la formation du **ribulose-5-phosphate**
- une partie non oxydative : réactions réversibles d'isomérisation et d'épimérisation
- une partie non oxydative : réactions de transcétolisation et de transaldolisation (transfert de groupements contenant plusieurs carbones).

❖ Etapes oxydatives

La **glucose-6-phosphate déshydrogénase** catalyse l'oxydation de la fonction aldéhyde (hémiacétal) portée par le carbone C1 du glucose-6-P pour former un acide carboxylique dans une liaison ester, une lactone. Le NADP⁺ sert d'accepteur d'électrons. Cette réaction est irréversible.

La **6-phosphogluconolactonase** catalyse l'hydrolyse de la lactone et ouvre le cycle pour former le **6-phosphogluconate**.

La **phosphogluconate déshydrogénase** catalyse la décarboxylation oxydative du 6-phosphogluconate pour former le **ribulose-5-phosphate**. L'hydroxyle en position C3 de la 6-phosphogluconate est oxydé en cétone, ce qui favorise la perte du carboxyle en C1 sous la forme de CO₂. Le NADP⁺ sert d'accepteur d'électrons.

Le ribulose 5-phosphate est aussi un intermédiaire clé du cycle de Calvin (photosynthèse).

- **Etapas non oxydatives (réversibles) d'isomérisation et d'épimérisation**

- **Epimérisation et isomérisation**

- l'épimérisation inter-convertisse le ribulose-5-phosphate et le xylulose-5-phosphate
- l'isomérisation transforme le ribulose-5-phosphate (cétose) en ribose-5-phosphate (aldose)

- **Étape de transcétole et de transaldolisation**

- **Première transcétole**

La réaction de transcétole consiste à transférer un groupement de deux atomes du carbone (CH₂OH-CO) du xylulose 5-phosphate au ribose 5-phosphate. L'enzyme qui catalyse cette réaction est la **transcétole**. Ainsi on obtient le **sedoheptulose 7-phosphate** et 3-phospho D-glyceraldéhyde.

- **La transaldolisation**

La réaction consiste à transférer un groupement de trois atomes du carbone CH₂OH-CO-CH₂OH du sedoheptulose 7-phosphate au 3-phospho D-glyceraldéhyde. L'enzyme qui catalyse cette réaction est la **transaldolase**. On obtient ainsi l'érythrose phosphate et le fructose 6-phosphate.

- **Deuxième transcétole**

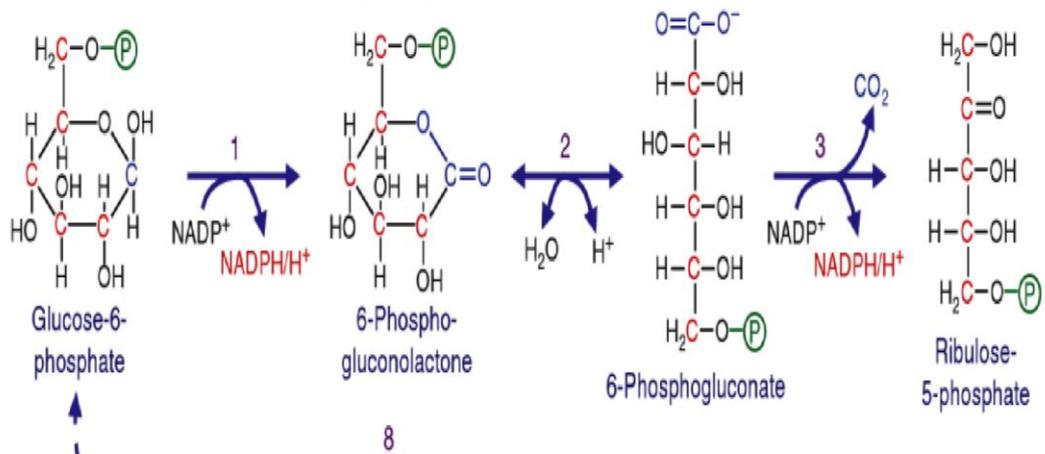
La transcétole transfère le groupement de deux atomes du carbone du xylulose 5-phosphate à l'érythrose 4-phosphate. On obtient ainsi du fructose 6-phosphate et du 3-phospho D-glyceraldéhyde.

Cette voie :

- est une alternative à la glycolyse avec une finalité plus anabolique (biosynthèse) que catabolique (dégradation)

- existe chez tous les Eucaryotes et presque **toutes les bactéries**
- est indépendante de l'oxygène (elle a lieu en aérobiose et en anaérobiose)
- la production d'un pouvoir réducteur sous la forme de NADPH qui est ensuite utilisé notamment pour la biosynthèse des acides gras.
- la production **de pentoses**, en particulier le ribose-5-phosphate utilisé pour la biosynthèse des coenzymes pyridiniques (NAD^+ et NADP^+), des coenzymes flaviniques (FMN et FAD), du coenzyme A et pour la biosynthèse des nucléotides
- la production d'érythrose-4-phosphate, précurseur d'acides aminés aromatiques.
- Le ribulose 5-phosphate est aussi un intermédiaire clé du cycle de Calvin (photosynthèse).

(a) Oxidative branch of pentose phosphate pathway:



(b) Non-oxidative branch of pentose phosphate pathway:

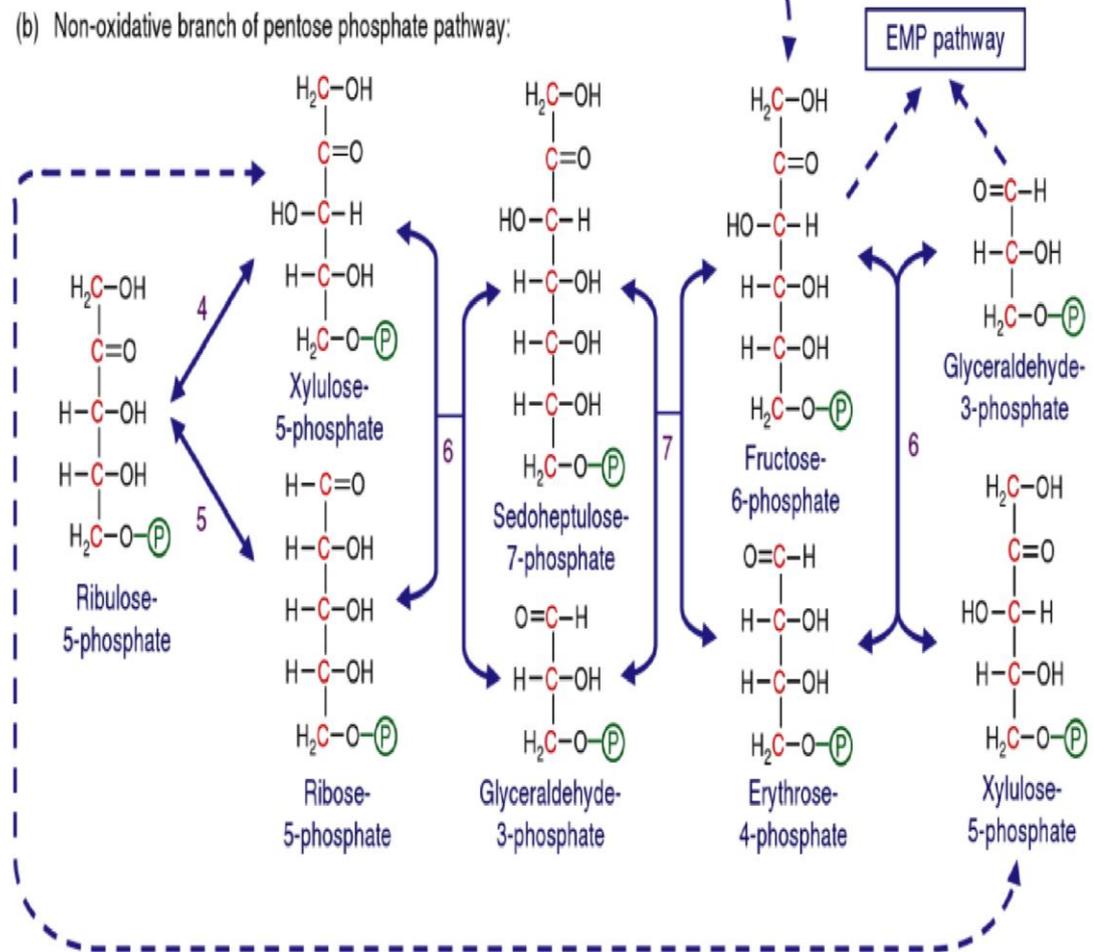


Figure 3 Pentose phosphate pathway (PPP; aka, hexose monophosphate pathway). Enzymes catalyzing each step are as follows: (1) glucose-6-phosphate dehydrogenase (Glc-6PDH), (2) 6-phosphogluconolactonase, (3) 6-phosphogluconate dehydrogenase, (4) ribulose-5-phosphate epimerase, (5) ribose-5-phosphate isomerase, (6) transketolase, (7) transaldolase, and (8) phosphoglucoisomerase.

Figure 9 : La voie de pentose phosphate en détail.

7.3. Voie du 2-céto- 3 -désoxy gluconate ou voie d'Entner-Doudoroff

Cette voie possède des étapes communes à la fois avec la voie de l'hexose monophosphate et avec la glycolyse. Elle a été découverte par Entner et Doudoroff .

Les étapes essentielles de cette voie sont :

- Activation du glucose par l'ATP.
- Oxydation du groupement aldéhyde du glucose-6P pour former le 6-phosphogluconate avec réduction parallèle du NADP^+ .
- Déshydratation du 6-phosphogluconate et formation du CDPG ou KDPG (2-céto-3-désoxy6-phosphogluconate).
- Clivage par la CDPG-aldolase pour donner d'une part du glycéraldéhyde-3P et d'autre part du pyruvate.
- Transformation du glycéraldéhyde-3P en pyruvate au moyen de la glycolyse avec formation de 2 moles d'ATP et 1 mole de NADH_2 par mole de triose phosphate. Pour une molécule de glucose, il y a formation de 1 ATP, 1 NADPH_2 et 1 NADH_2 .

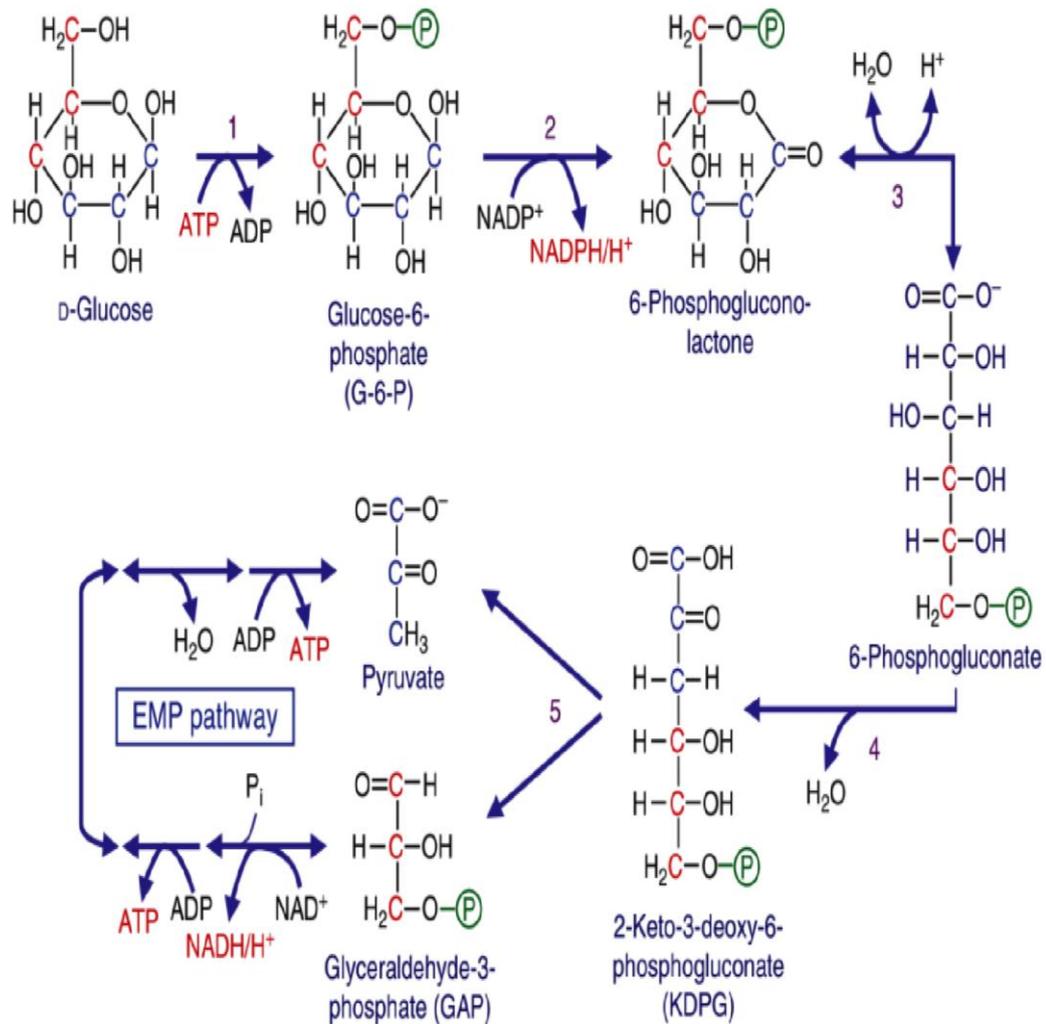


Figure 4 Entner-Doudoroff (ED) pathway. Enzymes catalyzing each step are as follows: (1) (ATP-dependent) hexokinase (aka, glucokinase), (2) glucose-6-phosphate dehydrogenase (Glc-6PDH), (3) 6-phosphogluconolactonase, (4) 6-phosphogluconate dehydratase, and (5) 2-keto-3-deoxy-6-phosphogluconate (KDPG) aldolase.

Figure 10 :Voie d'Entner-Doudoroff