

**Département des Sciences Biologiques**

**3<sup>ème</sup> Année Biochimie**

**Module : Structure et Fonction des Macromolécules**

**Année Universitaire : 2019-2020**

**Responsable du module : Dr. Y. Bellik**

## **Chapitre 1 : Structure et fonction des complexes formés avec les glucides.**

# 1. Introduction

Les glucides (hydrates de carbone) sont des molécules organiques caractérisées par la présence de chaînes carbonées porteurs de groupements hydroxyles, et de fonctions aldéhydes ou cétoniques, et éventuellement de fonctions carboxyle ou amine. Ils se divisent en oses et osides (Fig. 1)

## 2. Classification des glucides

**2.1. Les oses** : appelés aussi sucres simples ou monosaccharides ont comme formule brute  $C_nH_{2n}O_n$ .

- Ils sont non hydrolysables et portent la plupart du temps, de 3 à 7 atomes de carbone.
- Ce sont des polyols qui portent au moins 2 fonctions alcools dont l'une au moins est une fonction alcool primaire, et une fonction réductrice carbonylée, soit :

- aldéhyde (-CHO), dans ce cas l'ose est un aldose.
- ou cétone (>C=O), dans ce cas l'ose est un cétose.

**2.2. Les osides** : ce sont des sucres hydrolysables, ils peuvent être des :

**2.2.1. Holosides** : leur hydrolyse ne libère que des oses. On distingue les :

- Oligosides : association de 2 à 10 oses par des liaisons osidiques
- Polyosides : polymère formé de 10 à plusieurs milliers d'oses
  - Polyoside homogène (ou homopolyoside) pour un polymère d'un même ose
  - Polyoside mixte (ou hétéropolyoside) pour un enchaînement d'unités différentes

**2.2.2. Hétérosides** : leur hydrolyse libère des oses et des composés non glucidiques (aglycones).

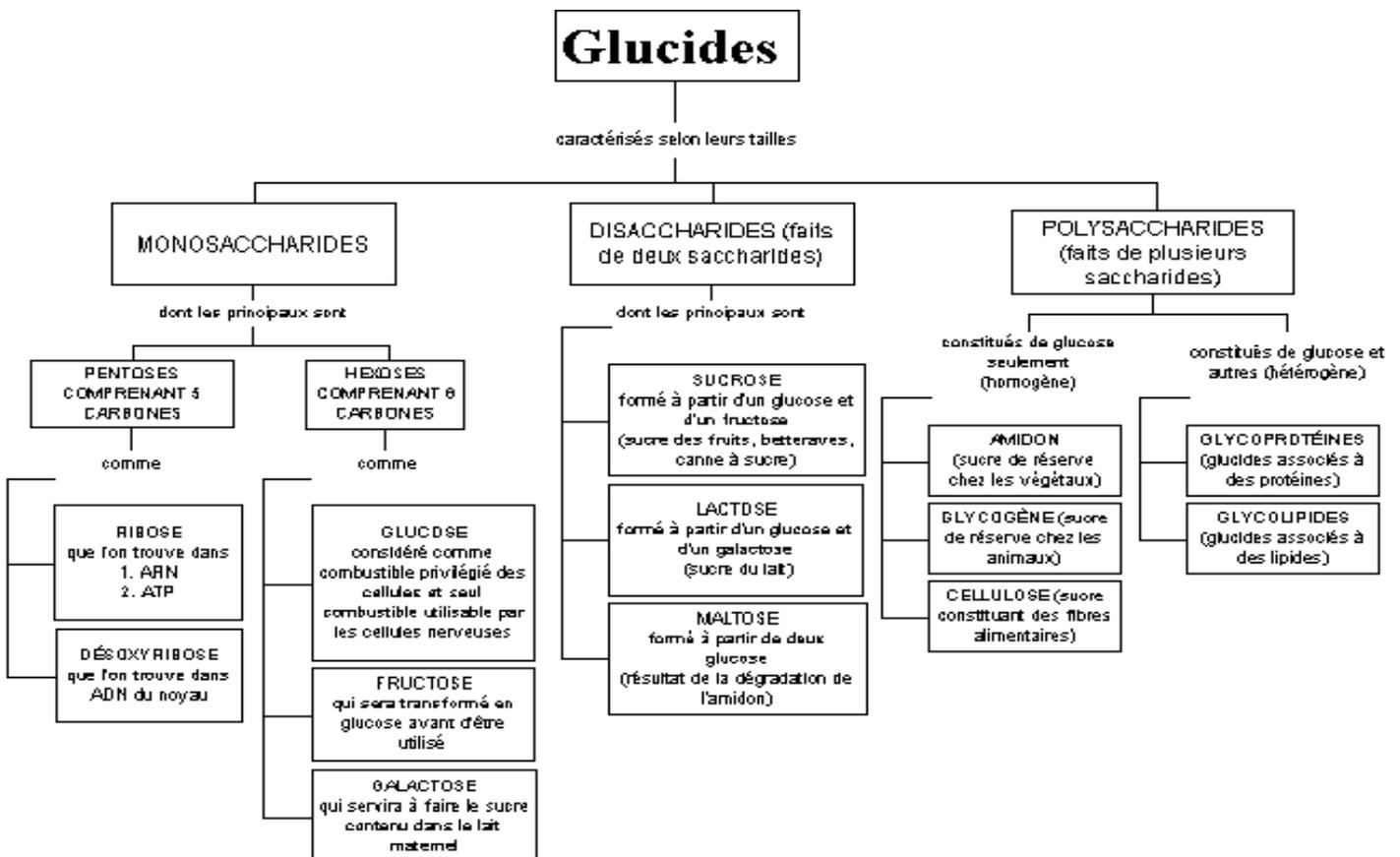


Figure 1. Classification des glucides

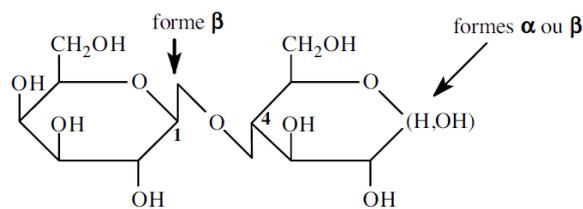
## 2.3. Les holosides

### 2.3.1. Les oligosides

Trois diholosides existent à l'état libre, leur formule brute est  $C_{12}H_{22}O_{11}$ , il s'agit du lactose (lait animal), du saccharose (végétal) et du thréalose (hémolymphe des insectes, champignons). Les autres proviennent de l'hydrolyse de polyosides.

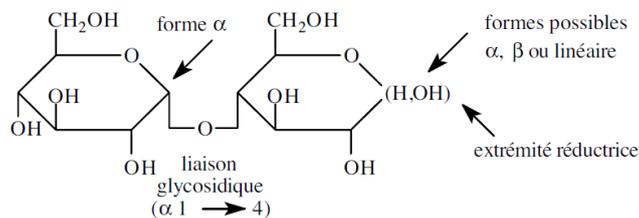
#### 2.3.1.1. Les diholosides réducteurs

Lactose : C'est le sucre du lait des mammifères à une concentration d'environ 50g/L.



$\beta$  D-galactopyranosyl (1-4) D-glucopyranose

Maltose : C'est un produit de dégradation de l'amidon et du glycogène. Par hydrolyse, il donne 2 molécules de glucose.



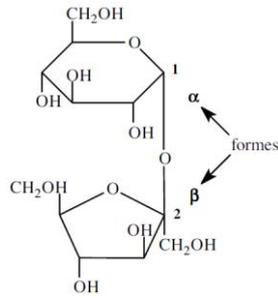
$\alpha$  D-glucopyranosyl (1-4) D-glucopyranose

Isomaltose : C'est un produit de dégradation de l'amidon et du glycogène. Il est formé de deux glucoses reliés par une liaison de type ( $\alpha$ 1-6).

Cellobiose : C'est un produit de dégradation de la cellulose. Par hydrolyse, il donne 2 molécules de glucose. Il est formé de deux glucoses reliés par une liaison de type ( $\beta$ 1-4).

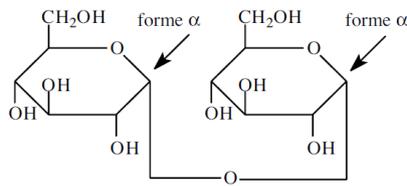
#### 2.3.1.2. Les diholosides non réducteurs

Saccharose : C'est un diholoside que l'on trouve dans les végétaux. Produit intermédiaire de la photosynthèse, il est le vecteur glucidique dans les plantes. Il est mis en réserve dans les tiges de la canne à sucre et dans les racines des betteraves.



$\alpha$  D-glucopyranosyl (1 -2)  $\beta$  D-fructofuranoside

Tréhalose : C'est un diholoside que l'on trouve dans les champignons, les bactéries ou encore dans l'hémolymphe d'insectes. De nombreux organismes l'accumulent en réponse à des chocs thermiques (froid) ou à la dessiccation.



$\alpha$  D-glucopyranosyl (1 -1)  $\alpha$  D-glucopyranoside

### 2.3.1.3. Autres oligosides

Raffinose : c'est un triholoside présent dans la betterave est éliminé lors du raffinage du sucre.

Gentianose : présent dans la gentiane.

## 2.4. Les Glycanes (Polysaccharides)

Dans la nature les glucides les plus abondants sont des polysaccharides de haut poids moléculaire, on les appelle des glycanes. Il en existe deux types :

❖ **Les homopolysaccharides (homopolyosides)** formés d'un seul type d'ose (exemple l'amidon ne contient que du glucose).

- Les **glucanes** sont des polymères de D-glucose.
- Les **galactanes** sont des polymères de D-galactose
- Les **xylanes** des polymères de D-xylose.

Certains noms sont moins évocateurs : les **chitosanes** sont des polymères de D-glucosamine.

Les homopolysaccharides peuvent être **linéaires** (amylose, cellulose, chitine) ou **ramifiés** (amylopectine, glycogène).

❖ **Les hétéropolysaccharides** : formés de plusieurs oses (exemple acide hyaluronique du tissu conjonctif formé d'un motif di-saccharidique répété).

### 2.4.1. Homopolysaccharides de réserve

#### a)- Amidon

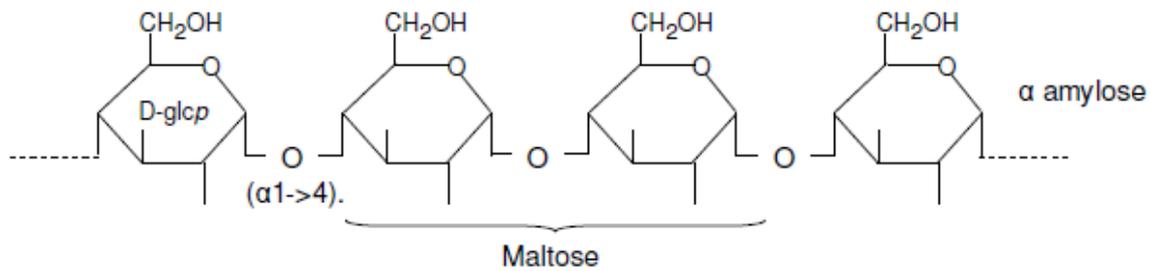
Les végétaux accumulent les glucides photosynthétisés sous forme d'amidon, c'est une réserve glucidique intracellulaire, insoluble dans l'eau, hautement polymérisée caractéristique du règne végétal et qui abonde dans les organes souterrains (pomme de terre), les graines (légumineuses, céréales), etc.

La molécule d'amidon est un polymère du glucose, c'est-à-dire qu'elle est constituée par l'enchaînement d'un grand nombre de molécules de glucose. Cet enchaînement est linéaire ou ramifié. Dans les cellules végétales, l'amidon est disposé dans des granules (grains d'amidon), visibles au microscope : les amyloplastes. Dans le végétal, l'amidon constitue une réserve d'énergie et de nutriment, nécessaire pour survivre à la mauvaise saison (sèche ou froide). Il permet de stocker des nutriments glucidiques dans les cellules, sans les dissoudre dans l'eau. En effet, la présence de glucides simples augmente le potentiel osmotique interne des cellules ce qui nécessite une grande quantité d'eau, donc c'est une forme de réserve de glucides qui permet d'économiser l'eau.

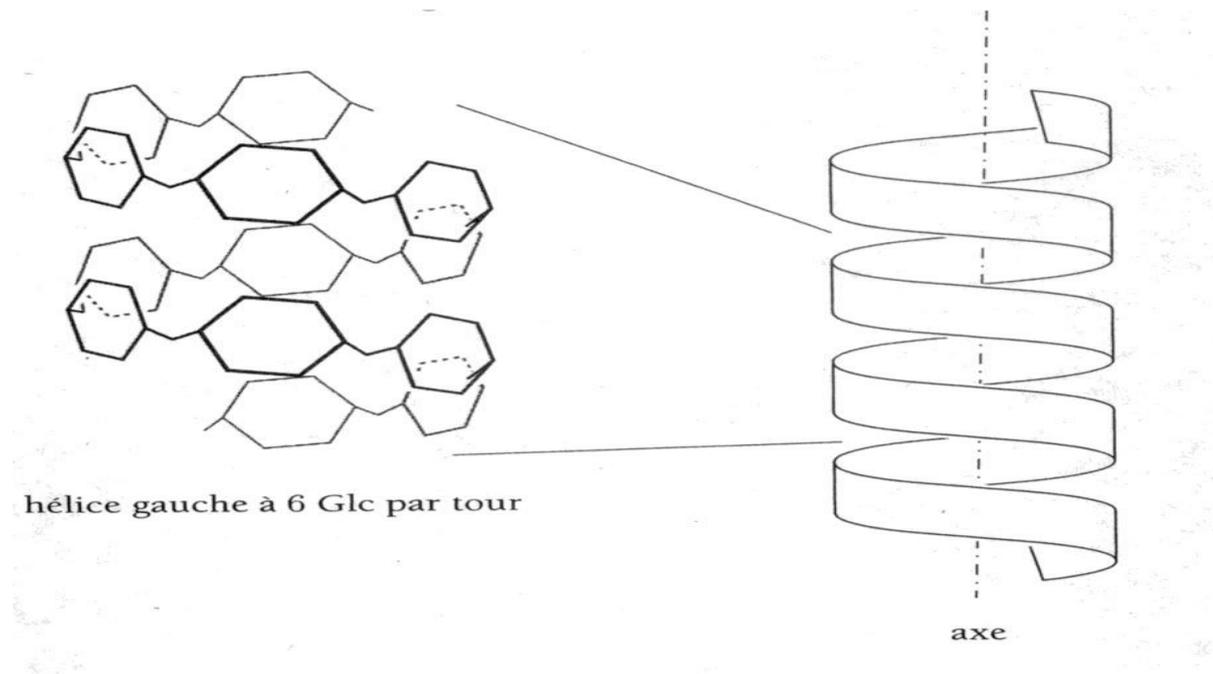
Son principal intérêt nutritionnel est d'être un glucide dont la dégradation intestinale est lente, libérant du glucose, principale source d'énergie de l'organisme.

Deux fractions homogènes peuvent en être extraites :

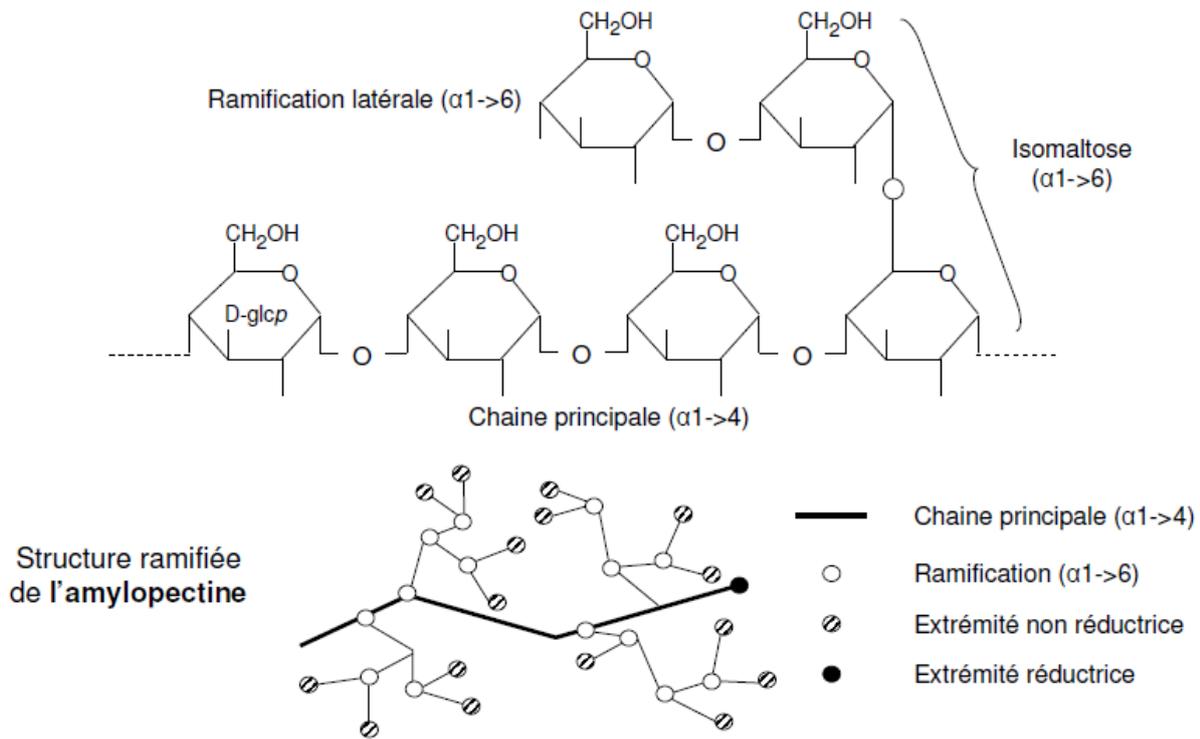
**a1)- L'amylose** : représente 20% de l'amidon et est soluble dans l'eau tiède et cristallise par refroidissement. C'est un enchaînement linéaire répétitif de 300 à 3000 monomères de D-glucose sans branchement, liés par une liaison glucosidique ( $\alpha$ 1-4).



L'amylose a une structure hélicoïdale par rotation autour de la liaison osidique  $(\alpha 1-4)$ . Chaque hélice a 6 glucoses par tour.



**a2)- L'amylopectine :** représente 80% de l'amidon et donne à chaud un empis visqueux (gel). Il se distingue par un nombre de glucose supérieur mais surtout par une structure ramifiée. Sur la chaîne principale  $(\alpha 1-4)$  des points de branchement, se répétant environ tous les 20 à 30 résidus, sont formés par une liaison  $(\alpha 1-6)$ .



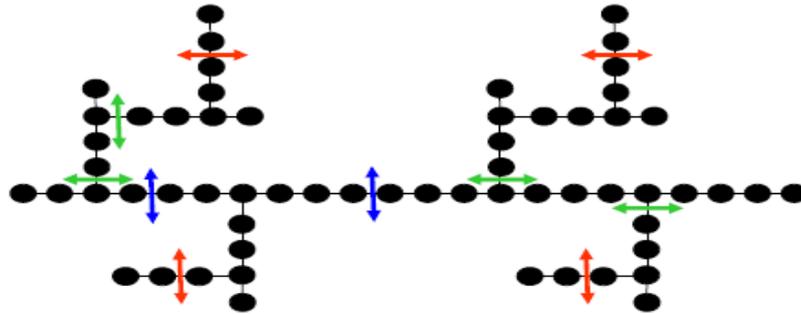
L'amylose et l'amylopectine possèdent une seule extrémité réductrice.

### ➤ Dégradation enzymatique de l'amidon

Sous l'action d'enzymes, les amylases, il est fragmenté en sucres utilisés pour assurer la croissance des plantes. Chez les animaux et l'homme, le même type d'enzymes est mis en jeu lors de la digestion de l'amidon. L'action enzymatique de l'amylase solubilise l'amidon en amylopectine, puis en dextrine, et finalement en un diholoside, le maltose, hydrolysé à son tour en glucose par action d'une enzyme, la maltase.

- Les  $\alpha$ -amylases sont des ( $\alpha 1 \rightarrow 4$ ) endoglycosidases (bleue) qui agissent sur des polymères de glucose d'au moins trois résidus.
- Les  $\alpha$ -amylases sont des ( $\alpha 1 \rightarrow 4$ ) exoglycosidases (rouge) libèrent des maltoses des extrémités non réductrices.
- Les enzymes débranchantes sont des ( $\alpha 1 \rightarrow 6$ ) endoglycosidases (vert)

Amylopectine



## b)- Glycogène

Le glycogène est un polyglucose que les animaux mettent en réserve dans le cytosol des hépatocytes et dans les muscles, sa structure est pareille à celle de l'amylopectine avec les différences suivantes :

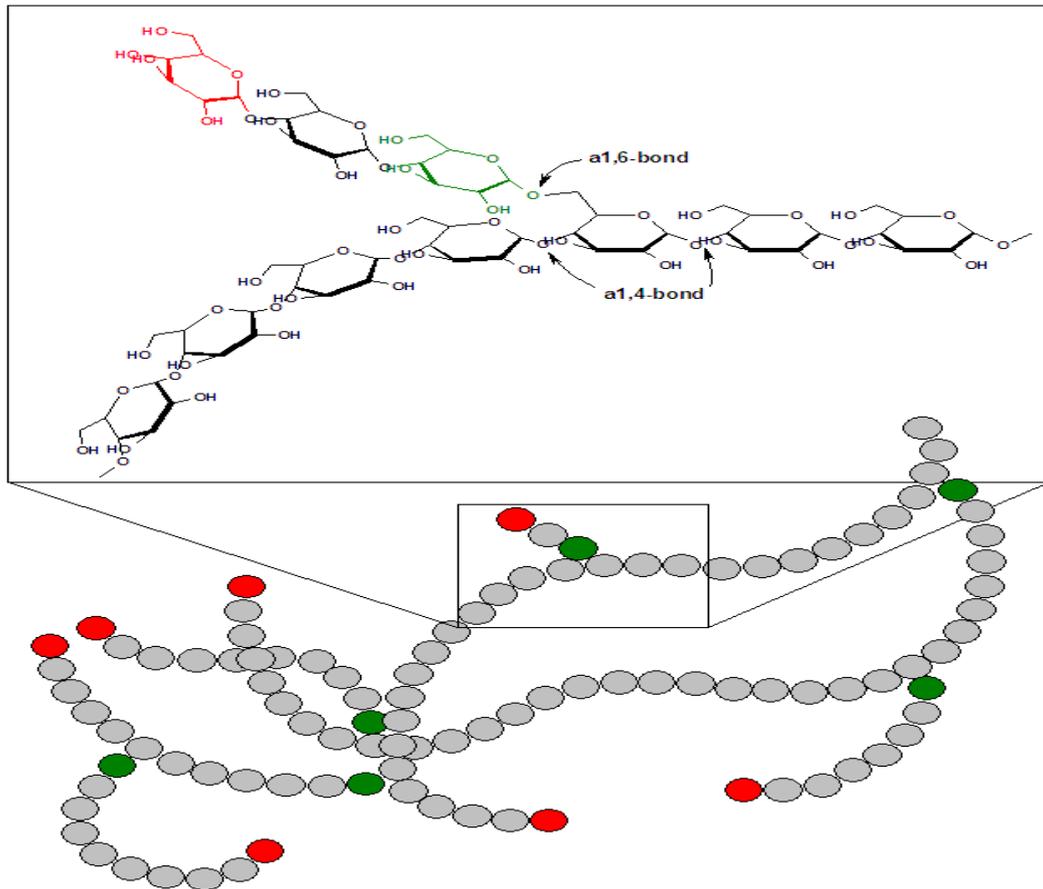
- Le nombre de résidus est plus important que l'amylopectine (15000 résidus),
- les branchements ont lieu tous les 8 à 12 résidus et même de 3 à 5 au centre de la molécule,
- la longueur moyenne des chaînes ramifiées est plus courte,

Cette structure est donc plus compacte et plus "buissonnante" que celle de l'amylopectine.

### ➤ Dégradation du glycogène

Le foie réalise la glycogénolyse (hydrolyse du glycogène) pour « reformer » du glucose à partir de ses réserves de glycogène. Si celles-ci viennent à s'épuiser (au bout de 12 heures de jeûne chez l'être humain), on trouve du glycogène également dans les muscles où il est stocké puis dégradé en glucose lors des efforts musculaires.

La production de glycogène dans l'organisme est stimulée par l'insuline, hormone hypoglycémisante. Par la fixation à son récepteur, l'insuline active une cascade de signalisation intracellulaire qui aboutit à l'activation de la glycogène synthase. La dégradation du glycogène en glucose est stimulée par le glucagon et l'adrénaline, les deux hormones hyperglycémisantes se fixent sur des récepteurs à 7 domaines transmembranaires couplés à des protéines G qui activent l'adénylate cyclase qui augmente le taux d'AMP cyclique dans la cellule ce qui active une protéine kinase A qui inhibe la glycogène synthase et qui active la glycogène phosphorylase.



### c)- Les dextranes

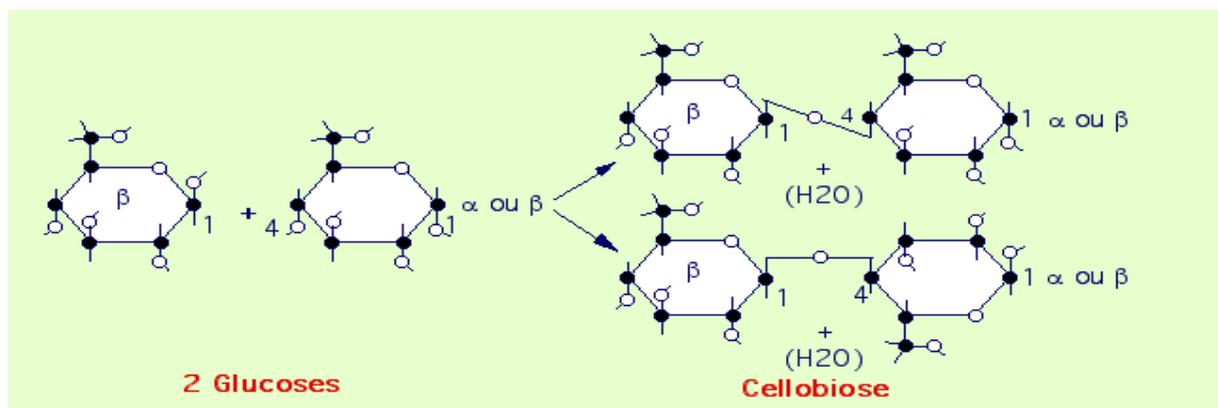
Réserves des bactéries et levures, ce sont des polymères de  $\alpha$ -D-glucose liés par des liaisons ( $\alpha$ 1-6), avec d'occasionnels branchements sur les C3 ou C4.

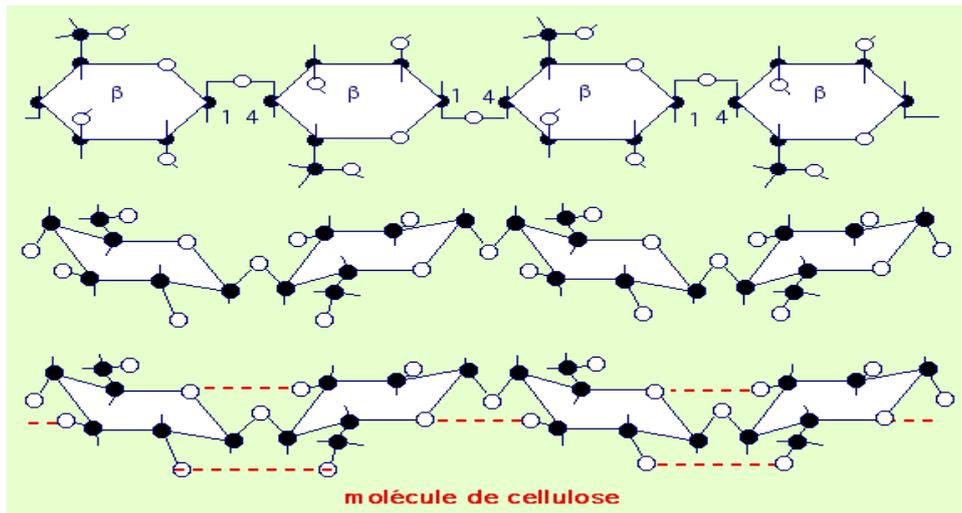
## 2.4.2. Polysaccharides de structure

### a)- Cellulose

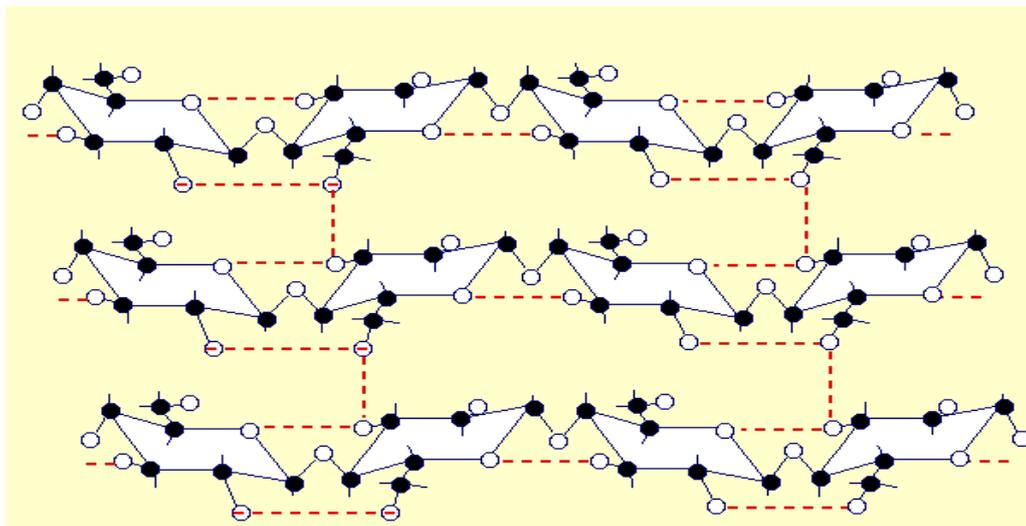
Ce sont les polysaccharides constitutifs de la paroi végétale. Il constitue également un revêtement extracellulaire chez quelques animaux invertébrés appelés **tuniciers**.

La molécule de cellulose est un polymère MONOTONE uniquement constitué de cellobiose (= 2 glucoses liés en bêta 1-4).

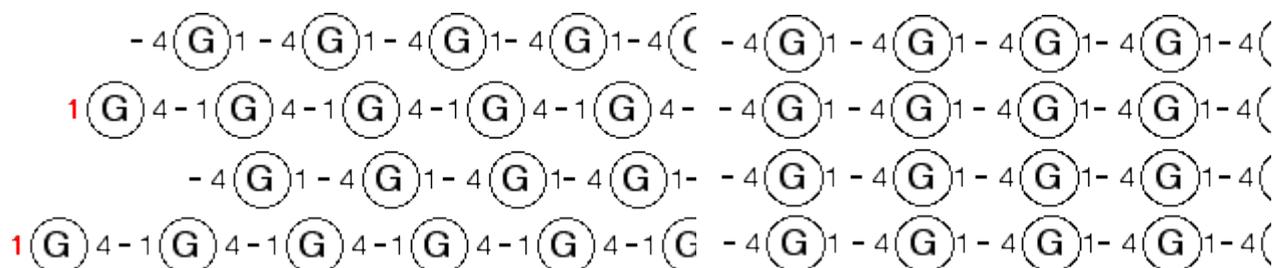




Cette flexuosité est limitée par la formation régulière de liaisons H intra-caténares.



Des liaisons H inter-caténares relient plusieurs molécules de cellulose et permettent la formation de feuillets rigides et résistants. La cohésion des feuillets entre eux dépend ensuite de liaisons hydrophobes. Ainsi, l'association de nombreuses molécules de cellulose permet la formation d'une micro-fibrille aux propriétés de résistance remarquables.



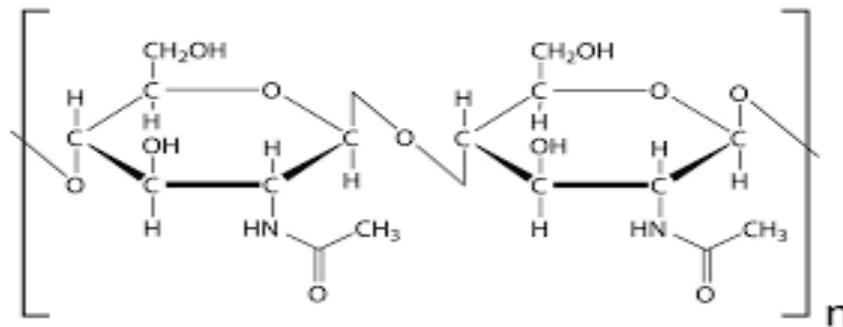
Association antiparallèle de molécules de cellulose. Elle représente une forme très stable, mais existe seulement dans les celluloses industrielles régénérées après dissolution.

Association parallèle de molécules de cellulose. C'est le cas de l'association naturelle de la cellulose dans les fibrilles de la paroi.

## ➤ Dégradation de la cellulose

La dégradation du glucose est réalisée par des  $\beta$ -glucosidases (les cellulases). Cette hydrolyse conduit au cellobiose qui sera hydrolysé en glucose par les cellobiases. L'escargot possède des cellulases en abondance, les animaux herbivores utilisent en général des enzymes d'origine exogène, c'est-à-dire produites par certaines bactéries de la flore intestinale qui produisent les  $\beta$ -glucosidases nécessaires pour digérer la cellulose.

**b)- Chitine :** Elle diffère de la cellulose que par le **C2** du glucose : son hydroxyle est remplacé par le groupement acétylamine (voir les osamines). Ce polymère GlcNac( $\beta$ 1-4) a la même structure que la cellulose.



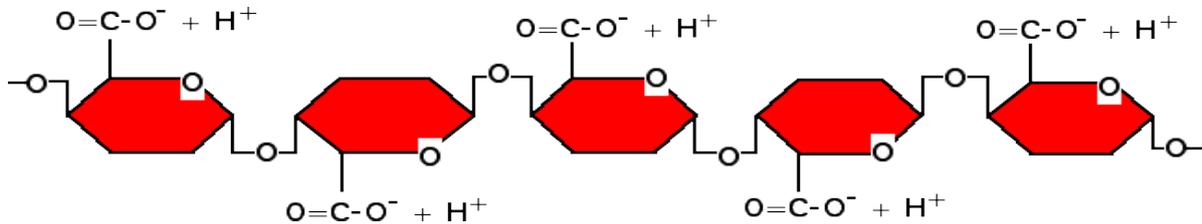
On le trouve dans le squelette extérieur des invertébrés (crustacés, mollusques, insectes).

## 2.5. Les hétéropolysaccharides

Les hétéropolysaccharides sont des polymères composés de deux ou plusieurs types d'oses.

### 2.5.1. Les pectines

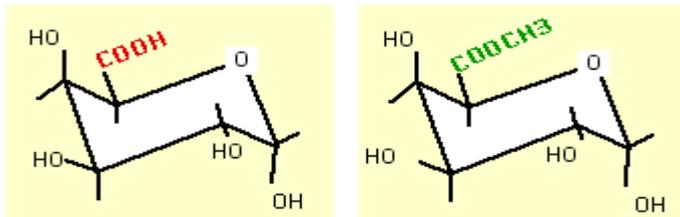
Les pectines constituent un ensemble complexe de macromolécules. Elles sont constituées d'une chaîne principale et de chaînes secondaires branchées. La chaîne principale est constituée d'acide galacturonique.



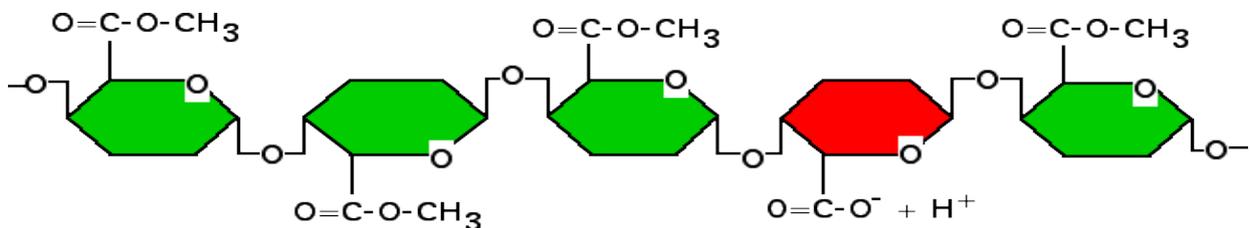
Acide polygalacturonique.

Ce polymère monotone est acide.

Certains monomères peuvent être méthylés.



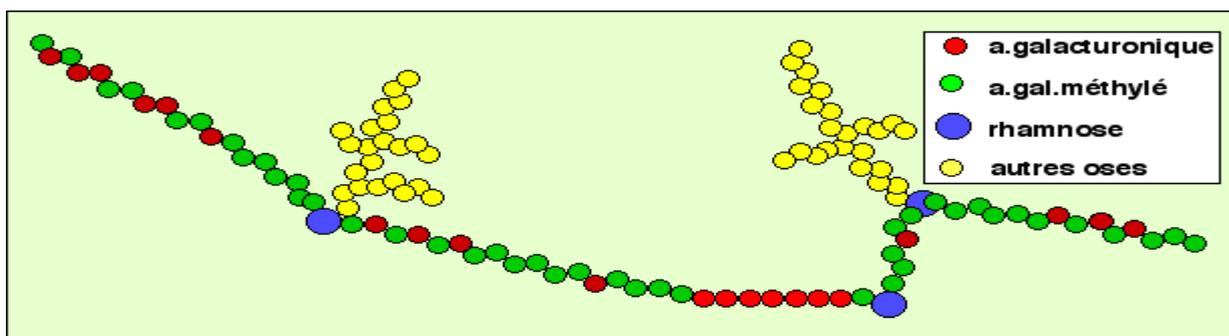
Acide galacturonique (-COOH) et acide galacturonique méthylé (COOH-CH<sub>3</sub>).



Acide polygalacturonique.

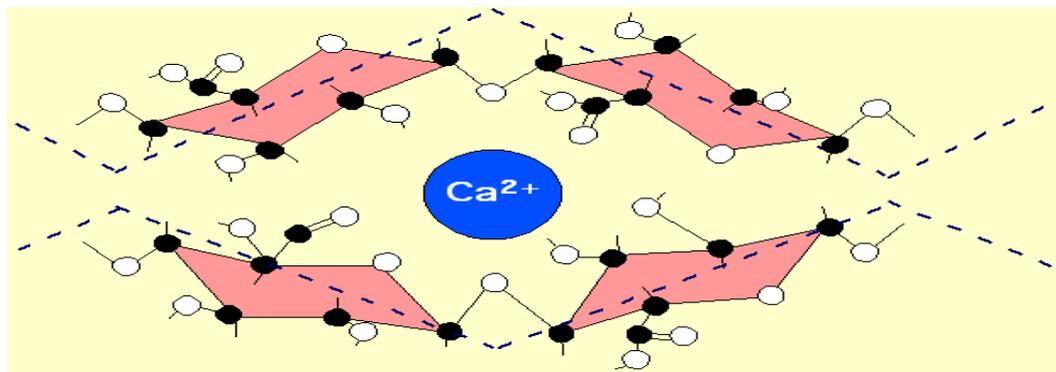
Ce polymère est plus ou moins acide selon son degré de méthylation.

Cette chaîne n'est pas monotone et linéaire. Des rhamnoses cassent la linéarité et des chaînes latérales constituées de divers oses rendent la molécule très complexe.

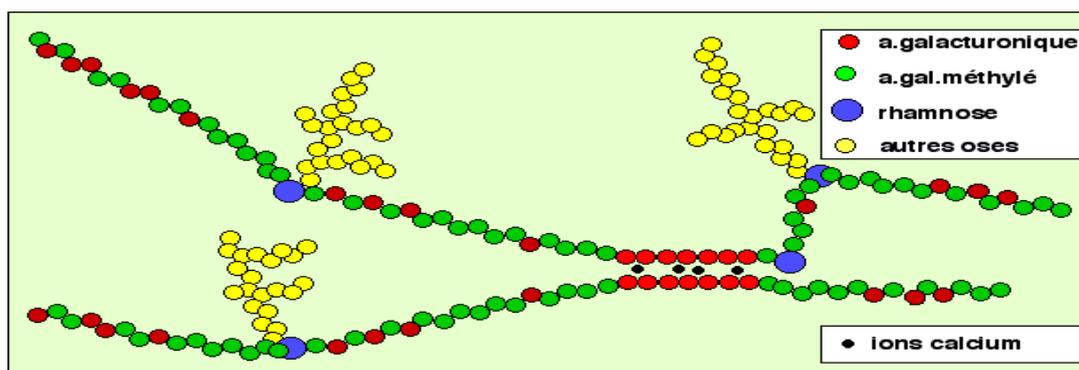


Pectines : la chaîne principale est formée d'acide galacturonique, d'acide galacturonique méthylé et de rhamnose. Des chaînes latérales constituent des branchements.

Lorsque deux portions de chaînes sont constituées d'acide galacturonique non méthylé, elles peuvent se lier en présence de calcium selon le schéma suivant :



Des chaînes peuvent ainsi se lier et les pectines forment alors un gel.



Liaison de 2 chaînes de pectines.

### 2.5.2. Les glycosaminoglycanes (GAG)

Les glycosaminoglycanes ont longtemps été connus sous le terme de « mucopolysaccharides acides » en raison de leur forte capacité de rétention de l'eau (« muco »), de leur nature glucidique (« polysaccharides ») et de leur caractère acide provenant de leurs multiples charges négatives (« acides »). Il s'agit en effet de chaînes linéaires (polymères non ramifiées) sulfatés (sauf l'acide hyaluronique) composées de la répétition d'un diholoside de base contenant toujours une osamine (glucosamine (GlcN) soit N-sulfatée (GlcNS), soit N-acétylée (GlcNac) ou galactosamine (GalN) qui est toujours N-acétylée (GalNac) et un autre ose (acide glucuronique (GlcA), acide iduronique (IdoA), galactose (Gal)).

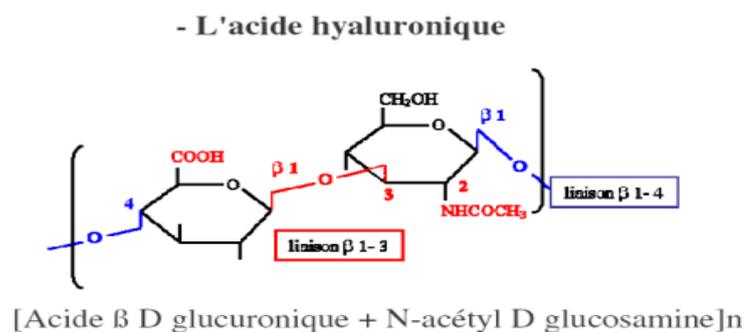
Ils forment d'importants composants des matrices extracellulaires des tissus conjonctifs et représentent environ 30 % de la matière organique.

## 2.5.2.1. Les différents types de glycosaminoglycanes

### 2.5.2.1.1. Glycosaminoglycanes de structure

**Acide hyaluronique** : L'acide hyaluronique est le plus simple des GAGs et réparti largement au niveau des tissus conjonctifs et nerveux. On le trouve dans tous les tissus (essentiellement embryonnaires). L'acide hyaluronique est le seul glycosaminoglycane qui n'est pas sulfaté et non fixé à une protéine centrale), c'est le GAG le plus précoce phylogénétiquement.

- L'acide hyaluronique est un polymère de disaccharides eux-mêmes composés d'acide D-glucuronique et de D-N-acétylglucosamine, liés entre eux par des liaisons glycosidiques alternées beta-1,4 et beta-1,3, c'est un polymère de poids moléculaire élevé et de nombreuses charges négatives dues aux groupements acides.
- L'acide hyaluronique aide à protéger les articulations en augmentant la viscosité du liquide synovial et en rendant le cartilage plus élastique. Il forme une barrière contre les substances étrangères.

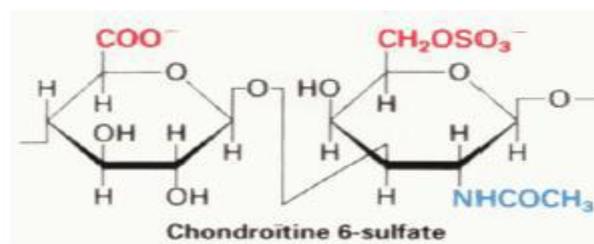


L'hydrolyse s'effectue par une enzyme de dépolymérisation, la hyaluronidase qui coupe les liaisons β,1-4. Cette enzyme se retrouve dans les bactéries, venin de serpent, sperme (facilite la pénétration de spermatozoïde dans l'ovule lors de la fécondation en hydrolysant l'enveloppe de l'ovule).

### **Chondroïtine sulfate**

Le chondroïtine sulfate est un composant de la matrice du cartilage. L'unité de base de la chondroïtine sulfate est l'acide glucuronique lié en β1-3 au N-acétyl galactosamine-6-sulfate. Chaque unité disaccharidique est reliée à la suivante par une liaison β1-4. La chondroïtine sulfate varie dans sa composition en fonction des espèces animales.

Sa fonction est de maintenir la pression osmotique en absorbant l'eau et d'aider à hydrater le cartilage. Elle contribue également à la flexibilité et à l'élasticité de l'os. Ce qui est encore plus important, c'est qu'elle sert d'agent chondroprotecteur en protégeant le cartilage contre les réactions enzymatiques et contre les dommages dus aux radicaux libres (y compris le monoxyde d'azote largué par les chondrocytes).

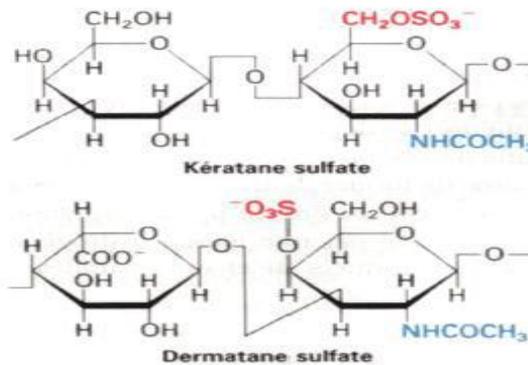


### ***Kéراتane sulfate***

La kéراتane sulfate est composée de D-galactose et de N-acétylglucosamine qui sont liés entre eux par des liaisons  $\beta$  (1-4) et  $\beta$  (1-3). Cet hétéropolymère ne contient pas d'acide glucuronique, mais du galactose à sa place. Le groupement sulfate est porté par l'atome de carbone 6 soit du galactose (sulfate de kéراتane de type 1 présente dans la cornée), soit du N-acétylglucosamine (type 2 se retrouve dans les tissus conjonctifs lâches).

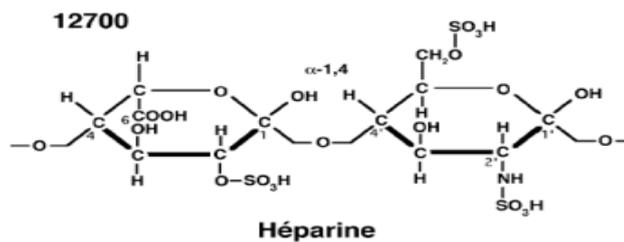
### ***Le dermatane sulfate***

Le dermatane sulfate est un glycosaminoglycane formé d'unités disaccharidiques d'acide L-iduronique et de N-acétyld-galactosamine-4-sulfate. Son nom vient du fait qu'il est répandu dans la peau, dans le derme, mais aussi en moindre quantité dans les vaisseaux sanguins, les valves cardiaques, les tendons et les poumons.



### **2.5.2.1.2. Glycosaminoglycane de sécrétion**

• **L'héparine** : est une molécule qui fait partie des glycosaminoglycane. Les oses constitutifs sont la glucosamine et des acides uroniques. C'est un mélange de différents polymères constitués essentiellement d'unités disaccharidiques trisulfatées.



- C'est une substance ayant des propriétés anticoagulantes extrêmement puissantes. Elle est fréquemment utilisée pour son action sur la thrombose. Elle est présente naturellement dans l'organisme au niveau des tissus conjonctifs chez l'homme, mais également chez les animaux. Elle est sécrétée notamment par les mastocytes (cellules de l'immunité non spécifique) lors de la réponse immunitaire.

### 2.5.2.1.3. Protéoglycane

Un protéoglycane ou peptidoglycane est la combinaison d'une protéine et d'un glycosaminoglycane (GAG). L'association entre les deux types de chaîne s'effectue essentiellement dans l'appareil de Golgi, mais également au niveau du réticulum endoplasmique d'une cellule. La proportion de glucides des protéoglycane peut atteindre 95 %. Les chaînes de sucres sont très longues mais pas ramifiées. Ils sont O-glycosylés et se lient à l'acide aminé sérine à l'extrémité OH. Les protéoglycane peuvent être transportés à l'extérieur de la cellule par exocytose (s'intégrant alors à la matrice extracellulaire sous forme de *chondroïtine-sulfate*, *kératan-sulfate*, *héparan-sulfate*, *dermatan-sulfate*, etc.)

**Fonction :** Les protéoglycane sont des composants essentiels de la matrice extracellulaire. Ce sont des pièges à eau qui sont importants pour les propriétés mécaniques des tissus cartilagineux par exemple.

#### Diversité des protéoglycane

Protéoglycane sécrétés :

- Aggrécan (impliqué dans l'adhérence cellulaire ; il peut être lysé lors d'inflammations cellulaires)
- Biglycan (impliqué dans l'adhérence cellulaire)
- Décorine (le plus petit protéoglycane)
- Fibromoduline
- Serglycine (intracellulaire)
- Versican
- Perlécan (excrété par le fibroblaste), on le trouve notamment au niveau des membranes basales dans la lamina densa.

Protéoglycane membranaires :

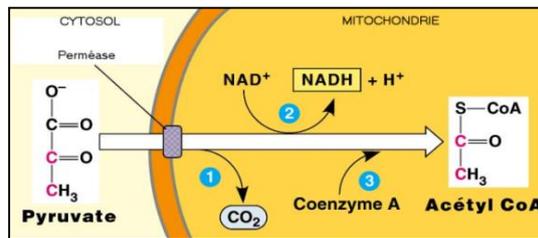
- Syndecan,  $\beta$ -glycane (chez les fibroblastes, rôle important dans l'attachement à la matrice extracellulaire, notamment dans les cancers).
- Fibroglycane
- Glypica

### 3. Catabolisme des glucides

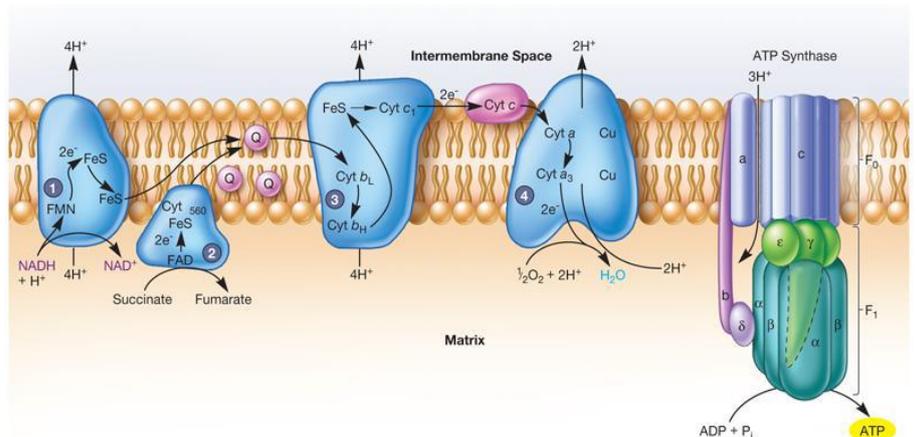
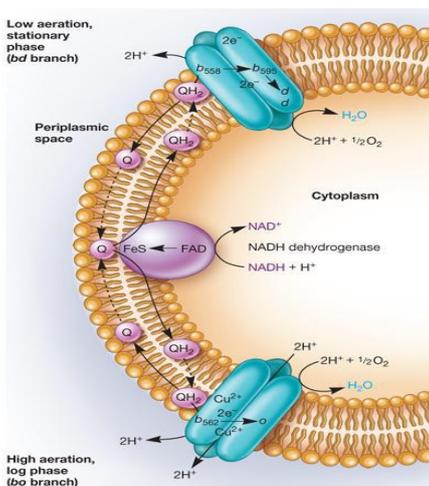
Le terme respiration est souvent utilisé lorsque l'accepteur final d'électron est l'O<sub>2</sub> moléculaire. La respiration est une réaction d'oxydoréduction qui fournit l'énergie nécessaire à une cellule pour fonctionner en produisant de l'ATP. Il y a deux sortes de respiration (aérobie et anaérobie).

#### 3.1.1. La respiration aérobie

La respiration aérobie est caractérisée par la présence d'une chaîne de transport des électrons liée à une membrane cellulaire (Fig. 2a et 2b) et entraînant un flux unidirectionnel d'électron (vers l'intérieur de la cellule) et un flux équivalent de protons dans le sens inverse quel que soit la nature de l'accepteur final (O<sub>2</sub>, nitrate, composé organique,...), et par la nature de l'accepteur final d'électrons : l'oxygène de l'air. Au cours de la respiration aérobie, le pyruvate est transformé en acétyl-CoA qui entre dans le cycle de Krebs.



Les réaction d'oxydation du substrat et de réduction de l'O<sub>2</sub> est assuré par une chaîne de réactions enzymatiques faisant intervenir des déshydrogénases et les coenzymes qui leur sont associées. Le mode le plus habituel de la respiration est connu sous le nom de *voie des cytochromes indirects*. L'enzyme terminale est la cytochrome oxydase, il y a formation de H<sub>2</sub>O. Ce type de respiration est habituellement lié à la dégradation complète du substrat. Les électrons et les protons issus des substrats dégradés dans le cytoplasme sont pris en charge par le NAD pour être transportés jusqu'à la membrane au niveau d'une chaîne respiratoire et sont alors pris en charge par les flavoprotéines (FMN) dont le groupement prosthétique contient du fer et du soufre et quelque fois du molybdène avant de passer par les coenzymes Q (CoQ) qui est une véritable navette entre les FMN réduites et les cytochromes oxydés ; de plus les CoQ assurent le découplage du transport de l'atome d'hydrogène en protons et électrons. Car les cytochromes ne prennent en charge que les électrons.



**Fig. 2. a.** Chaîne de transfert des électrons chez les procaryotes (membrane plasmique)

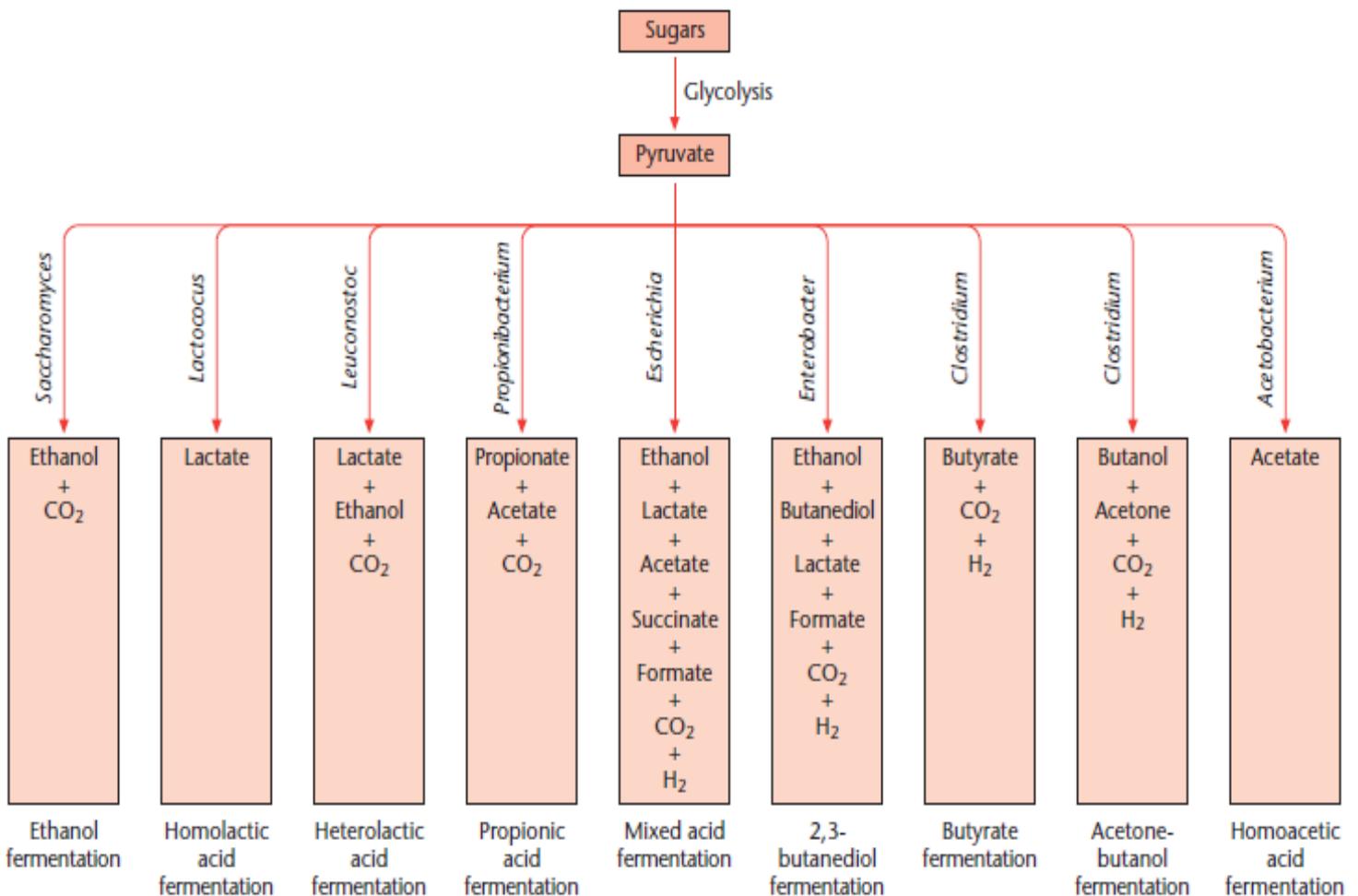
**b.** Chaîne de transfert des électrons chez les eucaryotes (mitochondries)

### 3.1.2. La respiration anaérobie

La respiration d'un organisme anaérobie correspond à un transport transmembranaire d'électrons et de protons jusqu'à un accepteur final d'électrons autre que l'O<sub>2</sub> minéral comme les nitrates (composé minéral oxygéné) pour la "respiration nitrate", organique comme le fumarate (composé organique non fermentescible) pour la "respiration fumarate"]].

### 3.2. La fermentation

La fermentation est un processus d'oxydoréduction où l'accepteur final d'électrons est un composé organique. La fermentation a toujours lieu en l'absence d'oxygène donc seules les bactéries anaérobies strictes ou facultatives peuvent utiliser cette voie. L'équipement enzymatique des bactéries réduit le pyruvate, ou un dérivé, jusqu'à des produits finaux caractéristiques de certains groupes de bactéries. Ce processus libère également de l'énergie (2ATP) mais nettement moins que la respiration (36/38 ATP). Au cours de la fermentation, la chaînes de transport électronique intracytoplasmique n'entraînant pas automatiquement de flux d'électrons ou de protons de part et d'autre d'une membrane cellulaire. Il existe plusieurs types de fermentations (Fig. 5). Quelques-unes des fermentations les plus communes sont présentées plus tard (*voir métabolisme anaérobie du pyruvate*).



**Fig. 3.** Différents types de fermentations

### 3.3. La glycolyse (voie d'Embden –Meyerhof)

Il s'agit de la principale voie de dégradation des glucides (et plus particulièrement du glucose) qui est la plus largement répandue parmi les micro-organismes aussi bien procaryotes qu'eucaryotes. La glycolyse est l'ensemble des réactions qui oxydent le glucose en pyruvate. Cette chaîne de réactions a lieu dans le cytoplasme (ou cytosol) de la cellule par des enzymes solubles et en anaérobie (sans apport d'oxygène). Le pyruvate formé peut soit entrer dans le cycle de Krebs, qui se déroule dans la mitochondrie des eucaryotes ou le cytoplasme des bactéries en aérobie, soit être métabolisé par fermentation en anaérobie.

#### 3.3.1. Les différentes étapes de la glycolyse

La glycolyse est une série de réactions enzymatiques au nombre de 10, catalysées par 10 enzymes (Fig. 4). Tous les intermédiaires de la glycolyse entre le glucose et le pyruvate sont phosphorylés. Leur groupement phosphorylé à 3 fonctions essentielles :

- Il affecte chaque intermédiaire d'un groupe polaire chargé négativement, qui le rend incapable de traverser la membrane cellulaire, à pH 7, par simple diffusion.
- Le groupement phosphate intervient comme un groupe de liaison et de reconnaissance pour la formation des complexes enzyme-substrat.
- Le groupement phosphate intervient dans la conservation de l'énergie qui contribuera à la formation des 2 ATP de la glycolyse.

La glycolyse se divise en deux grandes phases :

- La phase préparatoire où le glucose est transformé en glycéaldéhyde 3-P avec consommation d'énergie (phase d'activation).
- La phase commune à tous les hexoses, caractérisée par une série de réaction d'oxydoréduction qui conduit à la formation d'un pyruvate, de 2ATP et d'un NADH,H<sup>+</sup> suite à l'oxydation d'un glycéaldéhyde 3-P.

#### Phosphorylation du glucose en glucose-6P

Elle est consommatrice d'une molécule d'ATP. La réaction, irréversible, est catalysée par l'hexokinase ou la glucokinase. La glucokinase est spécifique du glucose alors que l'hexokinase, qui est rencontrée dans la plupart des cellules, phosphoryle le glucose mais aussi les autres hexoses (fructose, galactose, glucosamine,...). Comme dans toutes les phosphorylations, le Mg<sup>++</sup> est indispensable.

#### Isomérisation du glucose-6P en fructose-6P

La réaction est catalysée par la **phosphoglucosomérase (PGI)**. Le glucose-6P est un carrefour métabolique, le carbone 2 est le seul à avoir un OH en position axiale ce qui facilite son oxydation. C'est une réaction d'isomérisation, réversible.

#### Phosphorylation du fructose-6P en fructose-1,6-diP

La **phosphofructokinase 1 (PFK1)** catalyse la phosphorylation du fructose-6P sur son carbone 1. L'ATP en présence de magnésium est le coenzyme donneur d'énergie et de phosphate. La réaction est exergonique et irréversible. On obtient le fructose -1,6-diphosphate.

### Clivage du fructose-1,6-diP en trioses phosphate

La réaction, réversible, est catalysée par la **fructose-1,6-bisphosphate aldolase** (**aldolase 1 ou  $\alpha$** ) :  
Les carbones 4, 5 et 6 du fructose-1,6 diP donnent le 3-phosphoglyceraldéhyde.  
Les carbones 1, 2 et 3 donnent la 3-phosphodihydroxyacétone.

### Interconversion des trioses phosphates

Seul le glyceraldéhyde 3-phosphate est dégradé dans la suite des réactions de la glycolyse. La 3-phosphodihydroxyacétone est utilisée après conversion en 3-phosphoglyceraldéhyde. La réaction est catalysée par une **phosphotriose isomérase**. Cette réaction termine la première phase de la glycolyse.

### Oxydation du 3-Pglyceraldéhyde en 3-Pglycérate

L'enzyme qui catalyse la réaction est la **phosphoglyceraldéhyde déshydrogénase**. Elle exige la présence du phosphate minéral. Le groupe carboxyle issu de l'oxydation de la fonction aldéhyde est lié par une liaison riche en énergie au phosphate. Le produit obtenu est 3-Pglyceraldéhyde en 3-Pglycérate. Les électrons libérés sont pris en charge par le  $\text{NAD}^+$ . La réaction est réversible.

La nécessité de  $\text{P}_i$  s'explique par le mécanisme de catalyse de l'enzyme. Elle porte une fonction thiol dans son site catalytique. Lors de la formation du complexe enzyme-substrat il se crée une liaison covalente. Suivant ce mécanisme la libération du produit fait intervenir la formation d'une liaison ester carboxyphosphate, permise par la forte énergie libérée lors de la fonction aldéhyde terminale du 3-Pglyceraldéhyde.

### Transfert du phosphate sur ADP et synthèse de l'ATP

Il est catalysé par la **phosphoglycérate kinase**. La réaction est réversible.

### Isomérisation du 3-Pglycérate en 2-Pglycérate

Le phosphate est déplacé de la position 3 à la position 2. La réaction est catalysée par la **phosphoglycérate mutase**. Elle a pour coenzyme le magnésium. La réaction est réversible.

### Déshydratation du 2-Pglycérate en phosphoénol pyruvate

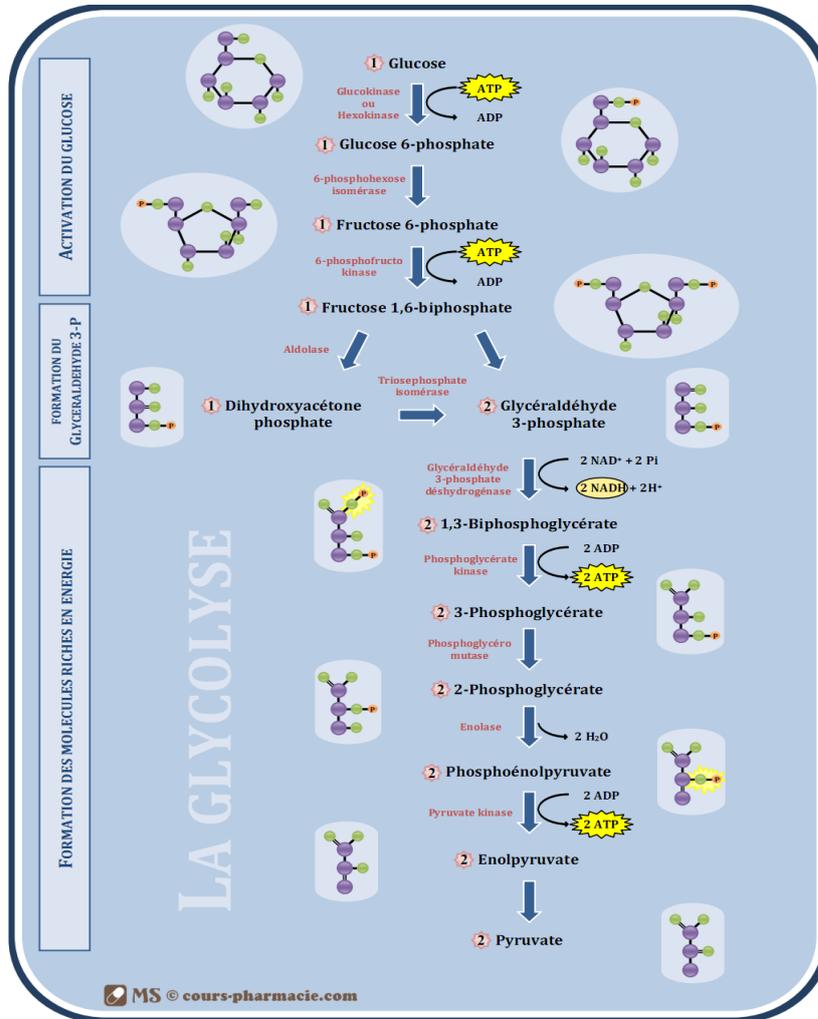
Cette réaction est catalysée par l'**énolase** qui utilise comme coenzyme le magnésium. Elle est inhibée par les ions fluorures. La réaction est réversible.

### Formation du pyruvate

Le phosphoénol pyruvate est riche en énergie. La **pyruvate kinase** catalyse le transfert direct du radical phosphoryle et de l'énergie sur l'ADP.  $\text{Mg}^{++}$  ou  $\text{Mn}^{++}$  est indispensable. La grande quantité de chaleur libérée rend cette réaction irréversible. La formation du pyruvate termine la séquence des réactions de la glycolyse.

Le bilan final conduit à la formation de 4 ATP et consommation de 2 ATP. La dégradation d'une molécule de glucose dans la glycolyse conduit donc à la synthèse de 2 ATP et à la formation de 2  $\text{NADH}, \text{H}^+$  et 2 pyruvate, d'où la réaction globale :





**Fig. 4.** Différentes étapes de la glycolyse

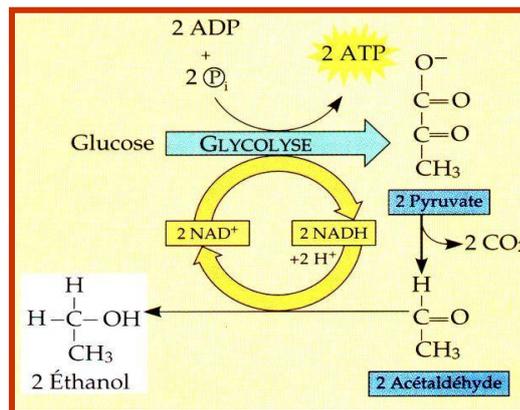
### 3.3.2. Destinée du pyruvate

#### 3.3.2.1. Catabolisme anaérobie du pyruvate

##### 3.3.2.1.1. La fermentation alcoolique (éthanolique)

Elle est très répandue chez les levures, par contre les bactéries capables de la réaliser sont peu nombreuses (*Zymomonas mobilis*). Cette fermentation intervient dans la fabrication des boissons alcoolisées. L'acide pyruvique est décarboxylé en acétaldéhyde et en  $\text{CO}_2$ . La réduction de l'acétaldéhyde engendre la formation d'éthanol. D'autres substances peuvent être produites en faible quantité (glycérol, acide acétique, esters,...). En présence de sulfite l'acétaldéhyde bloqué sous forme de complexe bisulfite ne peut être réduit. L'accepteur final d'électrons est alors un triose phosphate et il se forme des quantités équivalentes de  $\text{CO}_2$  et de glycérol. En milieu alcalin le glycérol et l'acide acétique ont tendance à s'accumuler au fur et à mesure que le pH augmente ce qui s'explique par une dismutation hydrolytique de l'acétaldéhyde.

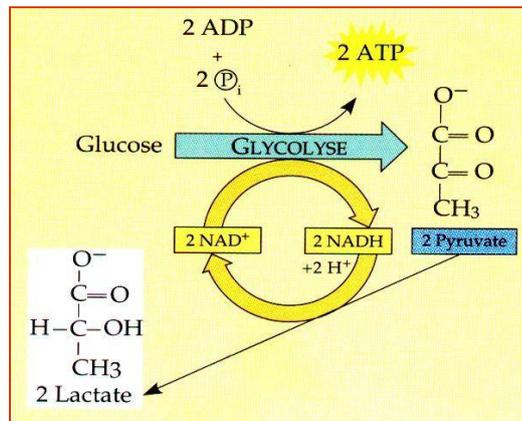
La conversion d'une molécule de glucose en éthanol, par les levures, se traduit par la synthèse de 2 molécules d'ATP.



##### 3.3.2.1.2. La fermentation lactique

Ce type de fermentation a lieu dans les cellules musculaires et dans certaines bactéries tels que les *Streptococcus*, de nombreux *Lactobacillus* et certaines *Bacillus* et moisissures. C'est la fermentation principale du lait qui conduit au yaourt et au fromage frais. Elle intervient aussi dans l'élaboration du fourrage *en silo* (*L. Plantarum* est l'espèce principale qui par la production de l'acide lactique entraine le pH propice à la conservation). Les fermentations lactiques, outre leur rôle organoleptique, jouent un rôle de stabilisation et influent favorablement sur la qualité alimentaire.

On peut diviser les bactéries à fermentation lactique en deux groupes. Les bactéries à fermentation homolactique utilisent la voie d'Embden-Meyerhof et réduisent directement presque tout leur pyruvate en lactate à l'aide de la lactate déshydrogénase. Les bactéries à fermentation hétérolactique produisent des quantités importantes de substances autres que le lactate : beaucoup produisent de lactate, de l'éthanol et du CO<sub>2</sub>.



### 3.3.2.2. Catabolisme aérobie du pyruvate

#### 3.3.2.2.1. Le cycle de Krebs

Le cycle de Krebs (cycle des acides tricarboxyliques ou cycle de l'acide citrique) est une voie métabolique produisant des intermédiaires énergétiques conduisant à la production d'ATP à travers la chaîne respiratoire. Il s'agit d'un cycle car le dernier métabolite (l'oxaloacétate) est aussi impliqué dans la première réaction. Il est le point final et commun du catabolisme des glucides (glycolyse, voie des pentoses phosphates), des lipides ( $\beta$ -oxydation) et des acides aminés, car tous ces catabolismes aboutissent à la formation d'acétyl-coenzyme A. L'acétyl-CoA est une forme de transport des groupes acétyle qui proviennent du pyruvate.

Le cycle de Krebs se déroule dans la matrice mitochondriale des eucaryotes et dans le cytoplasme des bactéries, en conditions aérobies (présence d'oxygène). Contrairement à la glycolyse, le cycle de Krebs n'existe que chez les organismes aérobies.

#### Principe du cycle

- Une molécule à 2 carbones (acétyl-CoA) réagit avec une molécule à 4 carbones (oxaloacétate) pour former une molécule à 6 carbones (citrate), puis 2 carbones sont éliminés ( $\text{CO}_2$ ) reformant la molécule à 4 carbones.
- En parallèle, des coenzymes sont réduits (NADH et  $\text{FADH}_2$ ), assurant une grande partie des intermédiaires énergétiques qui entreront dans la chaîne respiratoire.

#### Les différentes étapes du cycle de Krebs

Le cycle de Krebs est composé de 10 étapes catalysées par huit enzymes différentes. La première étape du cycle consiste à transférer ce groupe acétyle sur l'oxaloacétate pour former du citrate. Le reste du cycle consiste en des transformations catalysées. La dernière étape produit de l'oxaloacétate, qui peut ensuite réagir à nouveau dans la première étape avec un groupe acétyle et recommencer le cycle (Fig. 5)

:

- Synthèse du citrate
- Déshydratation du citrate
- Hydratation du cis-aconitate
- Oxydation de l'isocitrate
- Décarboxylation de l'oxalosuccinate
- Décarboxylation oxydative de l' $\alpha$ -cétoglutarate
- Formation du succinate
- Oxydation du succinate
- Hydratation du fumarate
- Oxydation du malate : fermeture du cycle

**Tableau 1.** Les différentes étapes du cycle de Krebs

	Substrats	Produits	Enzyme	Type de réaction	Remarques
1	Oxaloacétate + Acétyl-CoA + H <sub>2</sub> O	Citrate + CoA-SH	Citrate synthase	Crotonisation	Irréversible, allonge l'oxaloacétate (4C) en une molécule à six atomes de carbone
2	Citrate	<i>cis</i> -aconitate + H <sub>2</sub> O	Aconitase	Déshydratation	Isomérisation réversible
3	<i>cis</i> -aconitate + H <sub>2</sub> O	Isocitrate		Hydratation	
4	Isocitrate + NAD <sup>+</sup>	Oxalosuccinate + NADH + H <sup>+</sup>	Isocitrate déshydrogénase	Oxydation	Produit du NADH (équivalent à 2,5 ATP)
5	Oxalosuccinate	α-cétoglutarate + CO <sub>2</sub>		Décarboxylation	Réaction limitante, étape irréversible, produisant une molécule à cinq atomes de carbone.
6	α-cétoglutarate + NAD <sup>+</sup> + CoA-SH	Succinyl-CoA + NADH + H <sup>+</sup> + CO <sub>2</sub>	Complexe α-cétoglutarate déshydrogénase	Décarboxylation oxydative	Étape irréversible, produisant du NADH (équivalent à 2,5 ATP), conduisant à une molécule à quatre atomes de carbone (hors coenzyme A)
7	Succinyl-CoA + GDP + P <sub>i</sub>	Succinate + CoA-SH + GTP	Succinyl-CoA synthétase	Phosphorylation	ou ADP → ATP à la place de GDP → GTP, produit une molécule d'ATP ou d'un équivalent  La réaction de condensation du GDP avec le P <sub>i</sub> et l'hydrolyse de la succinyl-CoA implique la molécule d'H <sub>2</sub> O requise pour l'équilibre de la réaction.
8	Succinate + CoQ <sub>10</sub>	Fumarate + Ubiquinol (CoQ <sub>10</sub> H <sub>2</sub> )	Succinate déshydrogénase	Oxydation	Utilise le FAD comme groupe prosthétique (FAD → FADH <sub>2</sub> à la première étape de la réaction), équivalent à 1,5 ATP
9	Fumarate + H <sub>2</sub> O	L-malate	Fumarase	Hydratation	
10	L-malate + NAD <sup>+</sup>	Oxaloacétate + NADH + H <sup>+</sup>	Malate déshydrogénase	Oxydation	Réversible (en réalité, l'équilibre favorise la formation du L-malate), produit du NADH (équivalent à 2,5 ATP)

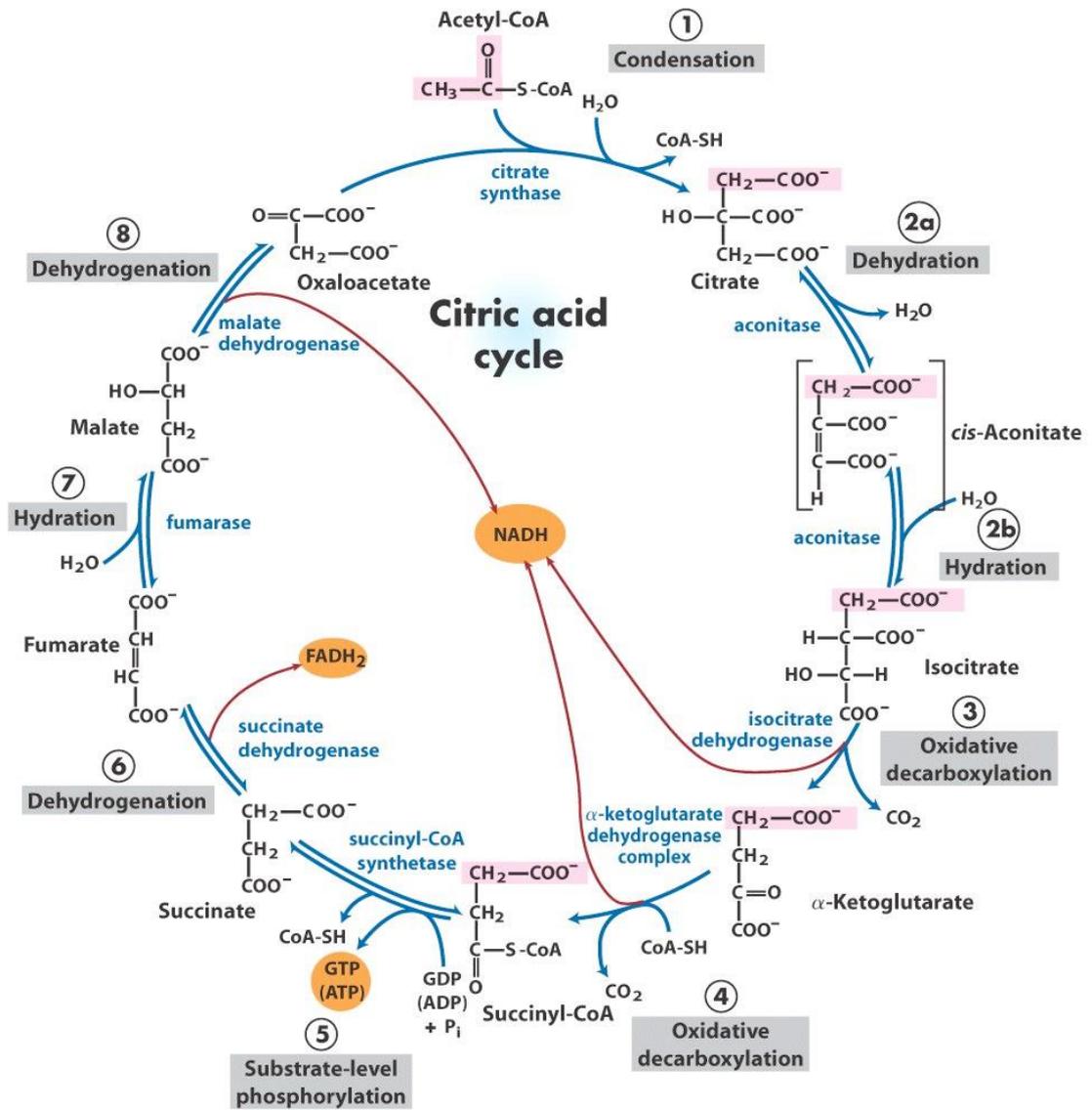
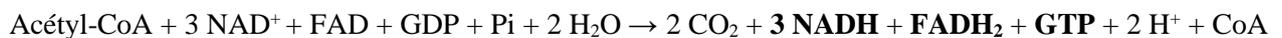


Fig. 5. Le cycle de Krebs

**Bilan:**

Au cours du cycle sont produites, à partir d'une mole d'acétate et jusqu'au stade CO<sub>2</sub> et H<sub>2</sub>O :

- 2 moles de CO<sub>2</sub>
- 3 moles de NADH + H<sup>+</sup>
- 1 mole de FADH<sub>2</sub>
- 1 mole de GTP



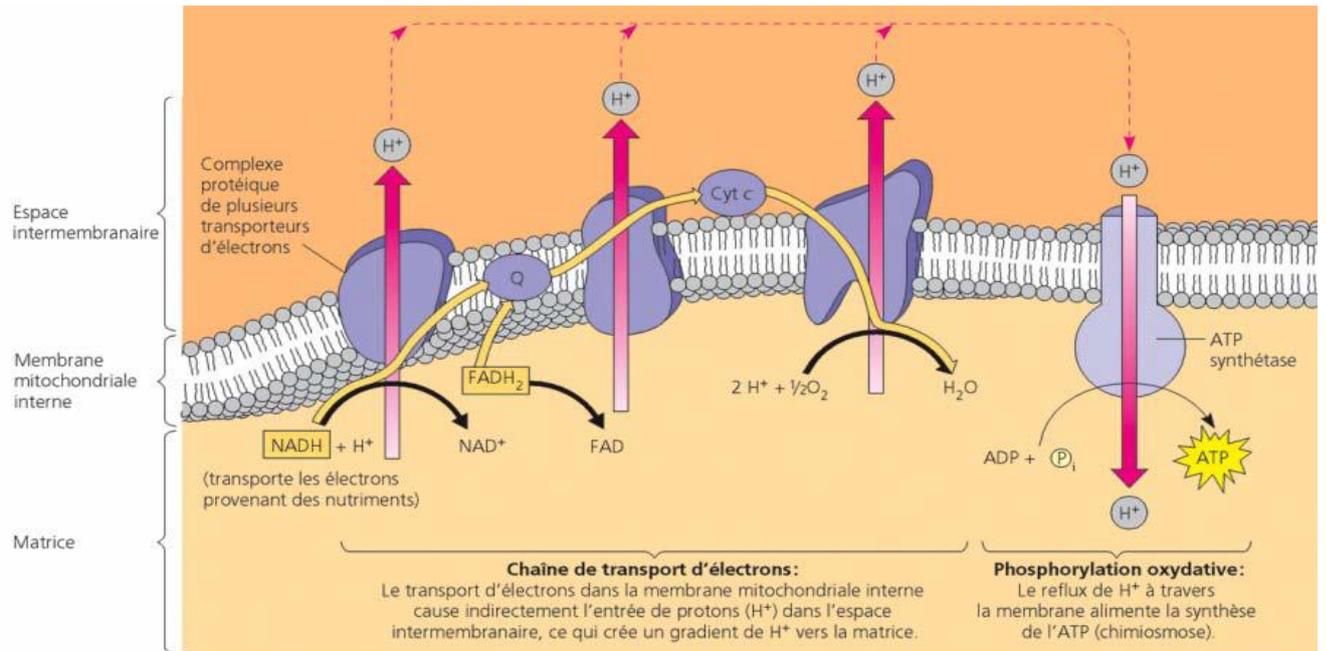
### 3.3.2.2. La chaîne respiratoire mitochondriale

La chaîne respiratoire (chaîne de transport d'électrons) correspond à une association de complexes protéiques présents au sein de la membrane interne de la mitochondrie qui servent à réoxyder les coenzymes NADH et FADH<sub>2</sub> (chez les bactéries, ceci a eu lieu au niveau de la membrane plasmique), produits en particulier au cours de la glycolyse et du cycle de Krebs. Cette réoxydation s'accompagne de la création d'un gradient transmembranaire de protons. *Ce gradient est une forme de stockage de l'énergie contenue dans les coenzymes, qui dérive elle-même de l'énergie contenue dans les molécules dégradées au cours du catabolisme.* Le gradient de proton va servir à fabriquer de l'ATP au niveau de l'ATP synthase. Ce mécanisme de phosphorylation oxydative a été découvert par Peter Mitchell (prix Nobel de chimie en 1978). Ce mécanisme est aussi connu sous le nom de Théorie chimiosmotique (de Mitchell).

#### Les transporteurs d'électrons

Tout au long de la chaîne respiratoire les électrons provenant du NADH et du FADH<sub>2</sub>, vont perdre de l'énergie qui sera utilisée pour former le gradient électrochimique de proton entre l'espace inter-membranaire et la matrice mitochondriale. Les électrons riches en énergie ainsi récupérés seront transportés successivement via les différents complexes (Fig. 6):

- Le complexe I (NADH-ubiquinone oxydoréductase), transfère une paire d'électron du NADH à l'ubiquinone et permet le transport de 4 protons de la matrice mitochondriale à l'espace inter-membranaire.
- Le complexe II (succinate-ubiquinone oxydoréductase), transfère les électrons de plus faible énergie provenant du succinate à l'ubiquinone et ne permet le transport d'aucun proton.
- Le complexe III (ubiquinol-cytochrome C oxydoréductase), permet le transport de 4 protons de la matrice mitochondriale à l'espace inter-membranaire.
- Le complexe IV (cytochrome C oxydase), permet le transport de 2 protons de la matrice mitochondriale à l'espace inter-membranaire.
- L'ATP synthétase est une pompe ionique inversée, qui au lieu de transporter les protons dans le sens inverse du gradient de concentration, entraîne la synthèse d'ATP grâce au passage des protons dans le sens du gradient. Elle est constituée d'une sous-unité F<sub>0</sub> intra-membranaire qui joue de rôle de canal protonique, d'une sous-unité F<sub>1</sub> baignant dans la matrice mitochondriale et qui possède une activité ATP-synthétase, et d'une partie statique stabilisant la structure.



**Fig.6.** Schéma simplifié représentant les mécanismes de la chaîne respiratoire et de la synthèse d'ATP par phosphorylation oxydative

## Bilan total du catabolisme glucidique

### En anaérobie

- Bilan de la glycolyse : formation de 2 ATP et de 2 NADH, H<sup>+</sup> (qui seront utilisés dans la formation du lactate).
- Bilan du catabolisme du pyruvate : les deux molécules de pyruvate formées par la glycolyse sont dégradées en lactate/éthanol, nécessitant chacune un NADH, H<sup>+</sup> (ceux formés lors de la glycolyse).
- Bilan du cycle de Krebs : en anaérobie le cycle de Krebs ne fonctionne pas.

Le bilan global de la dégradation d'une molécule de glucose en anaérobie est donc de 2 ATP qui sont immédiatement mobilisables.

### En aérobie

- Bilan de la glycolyse : formation de 6/8 ATP.
- Bilan du catabolisme du pyruvate : formation de 3 ATP par molécule de pyruvate et donc de 6 ATP pour une molécule de glucose.
- Bilan du cycle de Krebs : formation de 12 ATP par molécule d'acétylcoenzyme A et donc en théorie 24 ATP pour une molécule de glucose.

**La glycolyse** peut être divisée en trois grandes parties :

1. Activation du glucose avec consommation d'énergie (2 ATP) :
  - Le premier du glucose au glucose-6-phosphate.
  - Le deuxième du fructose-6-phosphate au fructose-1,6-biphosphate
2. Formation du glycéraldéhyde.
3. Synthèse du pyruvate et formation de molécules riches en énergie (4 ATP et 2 NADH, H<sup>+</sup>) :
  - Les deux premiers ATP du 1,3-Biphosphoglycérate au 3-Phosphoglycérate.
  - Les deux derniers ATP du phosphoénolpyruvate à l'énolpyruvate.
  - Les deux NADH, H<sup>+</sup> du Glycéraldéhyde-3-phosphate au 1,3-Biphosphoglycérate ; ils permettront chacun d'eux la formation de 2/3 ATP.

Le bilan final est donc de 6/8 ATP.

**Catabolisme du pyruvate** : formation de 3 ATP par molécule de pyruvate en théorie et donc de 6 ATP pour une molécule de glucose.

**Cycle de krebs** : l'acétylcoenzyme A entre dans le cycle de Krebs. Un tour de cycle, c'est-à-dire l'utilisation d'une molécule d'acétylcoenzyme A permet la formation :

- 3 NADH, H<sup>+</sup> qui permettront théoriquement la formation de 3 ATP chacun au niveau de la chaîne respiratoire, et donc au total la formation de 9 ATP .
- 1 FADH<sub>2</sub> qui permettra théoriquement la formation de 2 ATP au niveau de la chaîne respiratoire.
- 1 GTP.

De cette manière une molécule d'acétylcoenzyme A permet la formation de 12 ATP et donc de 24 ATP par molécule de glucose.

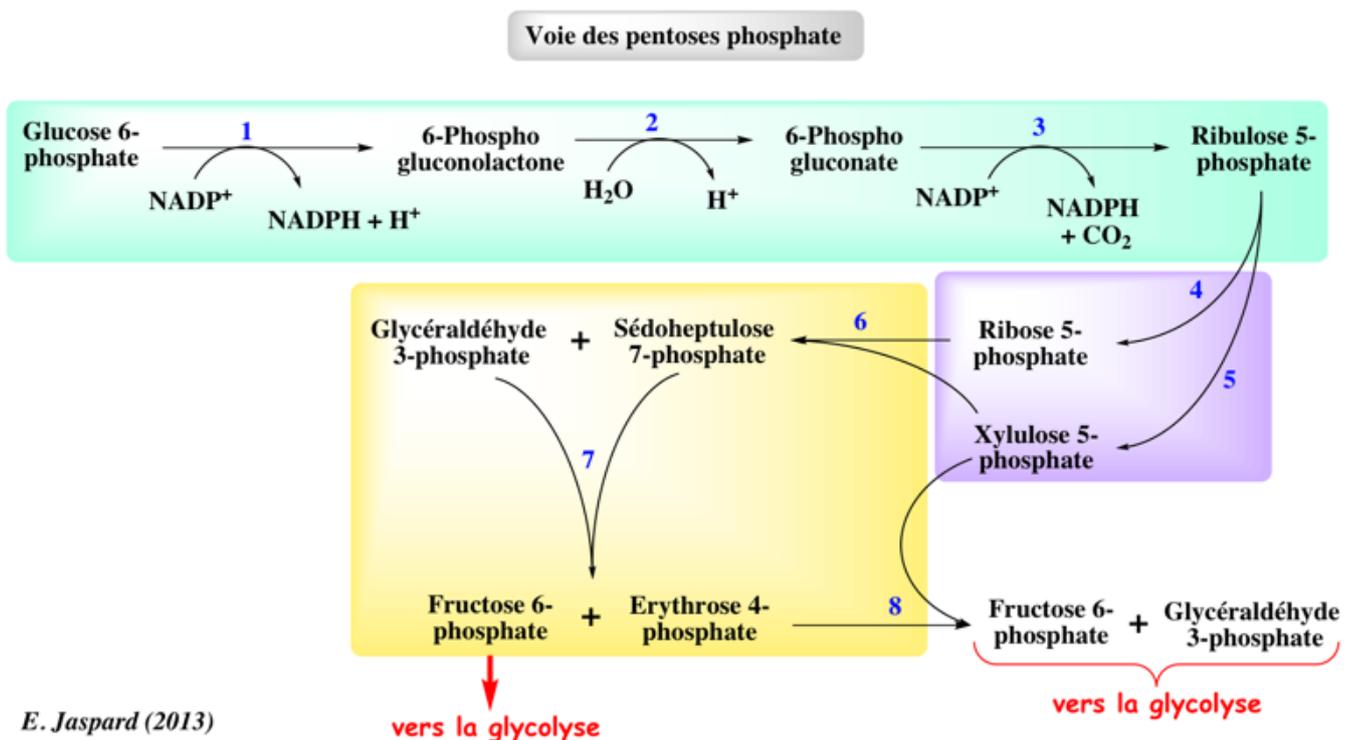
#### 4. La voie des pentoses phosphates (voie d' Otto Warburg, Frank Dickens et Bernard Horecker)

La voie des pentoses phosphates, appelée aussi voie de shunt des pentoses, voie des hexoses monophosphates ou voie phosphogluconate, 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),
- Se déroule dans le cytoplasme chez la plupart des organismes et dans les plastes chez les plantes.

La voie des pentoses phosphates a pour principaux rôles:

- la production d'un pouvoir réducteur sous la forme de NADPH qui est utilisé pour la biosynthèse des acides gras, pour la biosynthèse du cholestérol et pour la réduction du glutathion (lutte contre le stress oxydatif par les espèces activées de l'oxygène),
- la production de pentoses, en particulier le ribose-5-phosphate utilisé pour la biosynthèse des coenzymes pyridiniques (NAD<sup>+</sup> et NADP<sup>+</sup>), 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.



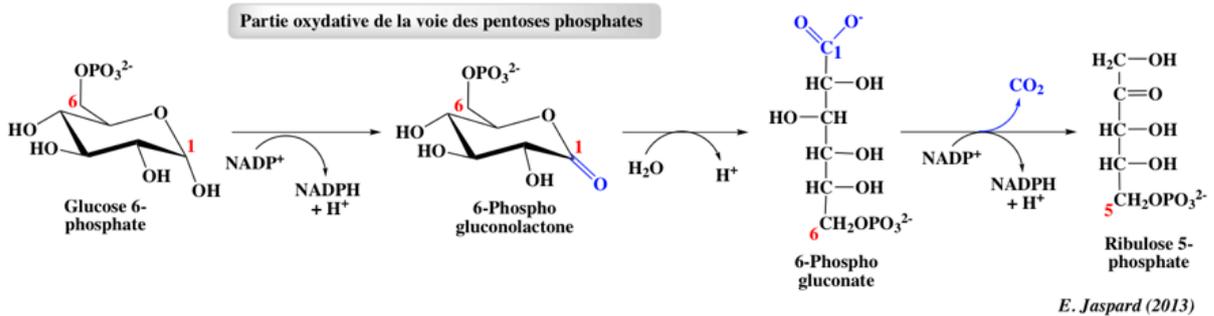
## 4.1. Etapes de la voie des pentoses phosphates

4.1.1. Une partie oxydative : série de réactions qui oxydent le glucose-6P, réduisent le  $\text{NADP}^+$  en NADPH et aboutissent à la formation du ribulose-5-phosphate.

- *La glucose-6-phosphate déshydrogénase* : catalyse l'oxydation de la fonction aldéhyde (hémiacétal) portée par le carbone C1 du glucose-6-phosphate pour former un acide carboxylique dans une liaison ester, une lactone. Le  $\text{NADP}^+$  sert d'accepteur d'électrons. Cette réaction est irréversible et contrôle le flux de la voie des pentoses phosphates.

- *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 (cétose à 5 carbones). 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  $\text{CO}_2$ . Le  $\text{NADP}^+$  sert d'accepteur d'électrons.



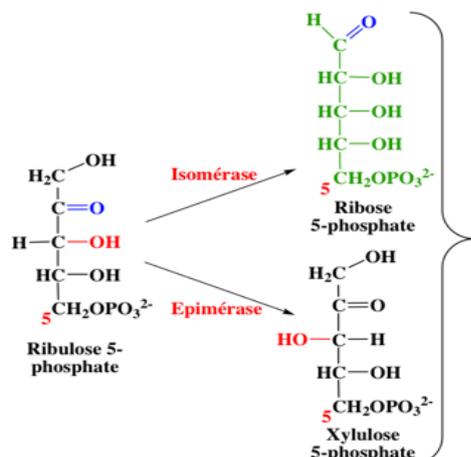
4.1.2. Une partie non oxydative : - réactions réversibles d'isomérisation et d'épimérisation.

- réactions de transcétolisation et de transaldolisation (transfert de groupements contenant plusieurs carbones).

*Epimérase et isomérase* :

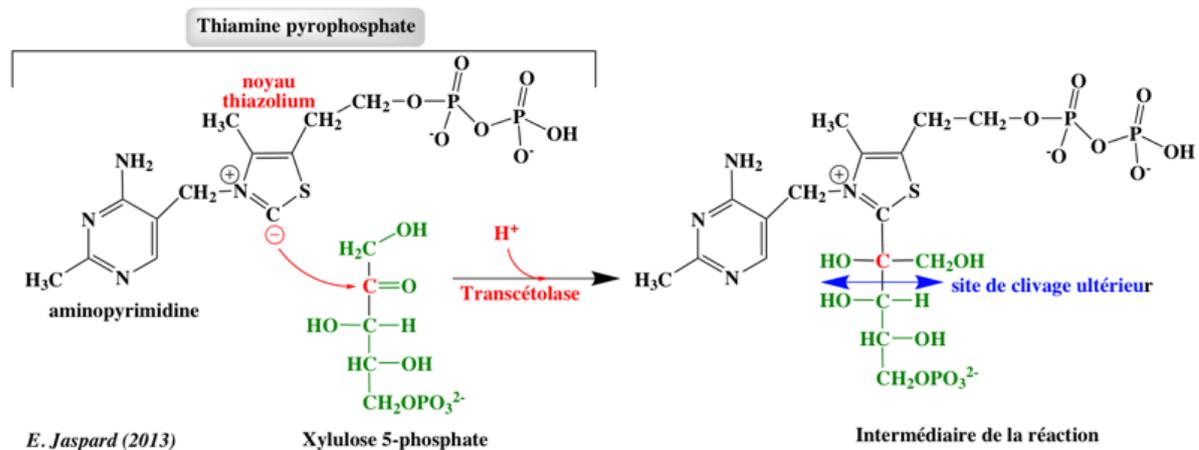
- l'épimérase interconvertit le ribulose-5-phosphate et le xylulose-5-phosphate.
- l'isomérase transforme le ribulose-5-phosphate (cétose) en ribose-5-phosphate (aldose).

Ces 2 réactions sont réversibles et impliquent une déprotonation pour former un intermédiaire énediol



## Transcétolase

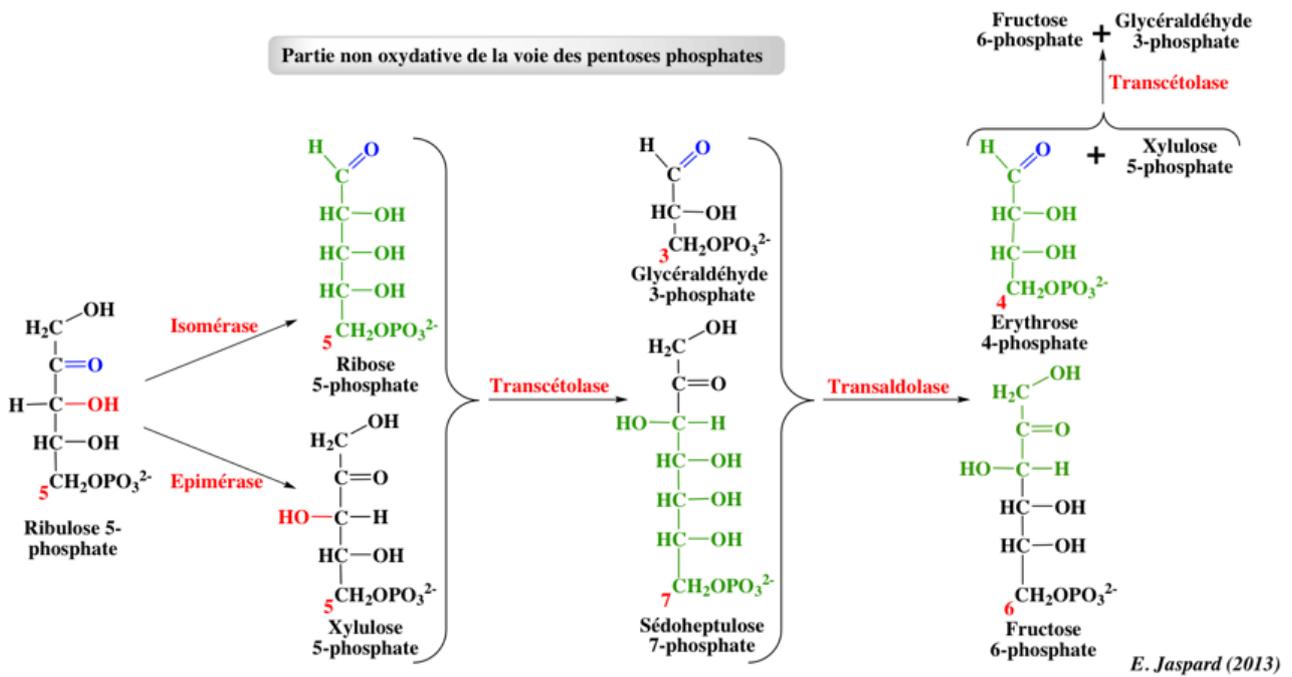
- La transcétolase transfère un groupe à 2 carbones sur le ribose-5-phosphate ou sur l'érythrose 4-phosphate.
- Elle utilise un groupement prosthétique : la thiamine pyrophosphate (un dérivé de la vitamine B1).
- Le  $H^+$  du C entre N et S du noyau thiazolium se dissocie facilement.
- Le groupe aminé de l'aminopyrimidine est à proximité de ce proton dissociable et sert d'accepteur de proton. Ce transfert de proton est promu par un résidu glutamate adjacent au noyau pyrimidine.
- Le carbanion thiazolium qui résulte de la dissociation du proton réagit avec le carbonyle du xylulose-5-phosphate.
- L'atome d'azote chargé positivement du noyau thiazolium agit comme accepteur d'électron ce qui entraîne le clivage de la liaison C-C :
  - le glycéraldéhyde-3-phosphate est libéré
  - un fragment à 2 carbones reste attaché à la thiamine pyrophosphate
- La fin de la réaction s'effectue par inversion de ces étapes :
  - le fragment à 2 carbones se condense à l'érythrose 4-phosphate (aldose à 4 carbones) pour former le fructose 6-phosphate (cétose à 6 carbones)
  - le fragment à 2 carbones se condense au ribose 5-phosphate (aldose à 5 carbones) pour former le sédoheptulose 7-phosphate (cétose à 7 carbones).



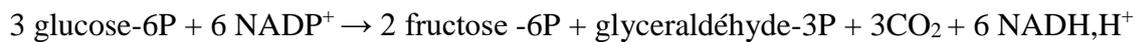
## Transaldolase

- La réaction catalysée est :
 
$$\text{sédoheptulose 7-phosphate} + \text{glycéraldéhyde 3-phosphate} \rightleftharpoons \text{érythrose 4-phosphate} + \text{fructose 6-phosphate}$$
- Le groupement  $\epsilon$ -aminé de la chaîne latérale de la Lys 142 du site actif forme une base de Schiff avec le groupe carbonyle du sédoheptulose 7-phosphate après déprotonation par Glu 106 (un autre résidu site actif). La base de Schiff stabilise le carbanion formé par le carbone 3. L'érythrose 4-phosphate est relargué.
- La fin de la réaction s'effectue par réversion : le carbanion attaque le groupement aldéhyde du glycéraldéhyde 3-phosphate pour former le fructose 6-phosphate.

Partie non oxydative de la voie des pentoses phosphates



Elle conduit au bilan suivant :



Le glyceraldéhyde-3P peut être transformé en pruvate (bactéries aéroanérobies, levures, moisissures).  
Le bilan est alors : Glucose  $\rightarrow$  pyruvate +  $3\text{CO}_2 + 6 \text{ NADH,H}^+$

Le glyceraldéhyde-3P peut être condensé en fructose -6P par la glceraldéhyde-P- aldolase (bactéries aérobies) : glyceraldéhyde-3P  $\rightarrow$  fructose -6P + Pi

Le bilan est alors : Glucose +  $12\text{NADP}^+ \rightarrow 6\text{CO}_2 + 12 \text{ NADH,H}^+ + \text{Pi}$

## 5. La voie d'Entner–Doudoroff

Bien que la voie d'Embden-Meyerhof soit la voie la plus commune pour la conversion des hexoses en pyruvate, des micro-organismes du sol comme *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Agrobacterium* et quelques autres bactéries Gram-négatives utilisent la voie d'Entner–Doudoroff. Très peu de bactéries Gram-positives possèdent cette voie, la bactérie intestinale *Enterococcus faecalis* constitue une rare exception.

La voie d'Entner–Doudoroff commence par les mêmes réactions que la voie des pentoses phosphate ; la formation du glucose-6-phosphate, qui est converti en 6-phosphogluconate. Au lieu de poursuivre son oxydation, le 6-phosphogluconate est deshydraté pour former le 2 céto-3-désoxy-6-phosphogluconate ou CDPG, l'intermédiaire clé de cette voie. Le CDPG est ensuite clivé par la CDPG aldolase, en pyruvate et glycéraldéhyde 3-phosphate. Ce dernier est converti en pyruvate dans la voie d'Embden-Meyerhof (Fig. 11). Quand la voie d'Entner–Doudoroff dégrade le glucose en pyruvate de cette façon, elle fournit un ATP, un NADPH et un NADH par glucose métabolisé.

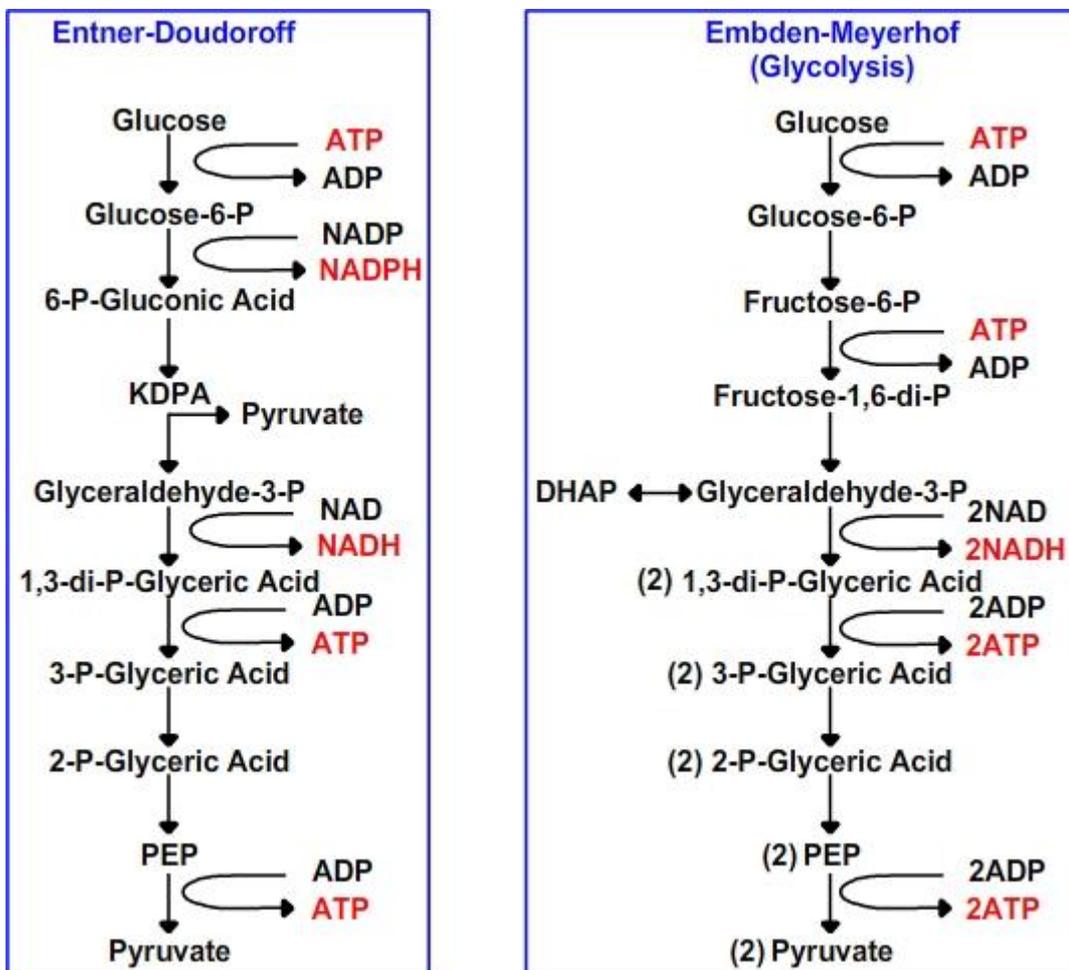


Fig. 11. Schéma comparatif des voies d'Entner-Doudoroff et d'Embden-Meyerhof