

Разложение природных органических полимеров

Лекции по курсу «Физиология микроорганизмов». Лектор доцент Лысак В.В.



Разложение целлюлозы

Разложение целлюлозы осуществляют различные представители бактерий, грибов и простейших.

Все эти микроорганизмы называются **целлюлозолитическими**.

К целлюлозолитическим грибам относятся представители родов *Fusarium*, *Chaetomium* и *Neocallimastix*, а также виды *Trichoderma viride*, *Aspergillus fumigatus*, *Botrytis cinerea*, *Rhizoctonia solani*, *Myrothecium verrucaria*.

Разложение целлюлозы осуществляют простейшие родов *Diplodinium*, *Eudiplodinium*, *Entodinium*.

К целлюлозолитическим бактериям относятся как аэробные, так и анаэробные виды.



Аэробное расщепление целлюлозы осуществляют представители родов *Cytophaga*, *Sporocytophaga*, *Polyangium*, *Sporangium*, *Bacillus*, *Actinomyces*, *Alcaligenes*, *Cellulomonas*, *Pectobacterium*, *Erwinia*, *Microbispora*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* и *Thermomonospora*.

В анаэробных условиях целлюлозу расщепляют представители родов *Bacteroides*, *Butyrivibrio*, *Clostridium*, *Fibrobacter*, *Thermoanaerobacter* и *Ruminococcus*.

Разложение целлюлозы с помощью микроорганизмов проходит в несколько этапов.



Ферментная система, осуществляющая разложение целлюлозы до глюкозы, носит название *целлюлазного комплекса*.

В его состав входят по меньшей мере три фермента: эндо- β -1,4-глюканаза, экзо- β -1,4-глюканаза и β -глюкозидаза.

Процесс расщепления целлюлозы протекает следующим образом: под действием фермента эндо- β -1,4-глюканазы происходит разрыв различных β -1,4-гликозидных связей внутри макромолекулы с образованием больших фрагментов со свободными концами.

Затем под влиянием экзо- β -1,4-глюканазы от концов образованных фрагментов отщепляются дисахариды целлобиоза.

β -глюкозидаза осуществляет гидролиз целлобиозы с образованием 2 молекул глюкозы.



При *аэробном разложении целлюлозы* глюкоза далее окисляется в основном до CO_2 и H_2O . Могут также накапливаться в небольших количествах органические кислоты.

При *анаэробном распаде целлюлозы* первоначальный продукт ее гидролиза – глюкоза подвергается сбраживанию, в результате чего образуются различные органические кислоты (уксусная, молочная, муравьиная, масляная, янтарная), этанол, CO_2 , H_2 .

Состав продуктов брожения отличается у разных видов микроорганизмов.

Примером анаэробного сбраживания целлюлозы являются микробиологические процессы, которые осуществляются в рубце жвачных животных.



Анаэробное сбраживание целлюлозы в рубце жвачных животных

В рубце содержится большое количество микроорганизмов. В состав микробиоты рубца входят строго анаэробные бактерии ($10^{10} - 10^{11}$ клеток/г) и анаэробные инфузории, относящиеся к родам *Diplodinium* и *Entodinium* ($10^4 - 10^6$ клеток /г).

В разложении полимеров в некоторой степени частично участвуют анаэробные грибы ($10^2 - 10^4$ зооспор/г).

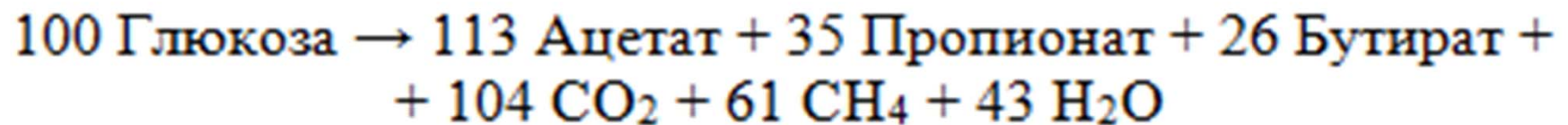
Среди прокариот рубца идентифицировано более 200 видов, принадлежащих к целлюлозолитическим, пектолитическим, молочнокислым, маслянокислым, пропионовокислым и метаногенным бактериям.



Общий состав микробиоты рубца довольно стабилен и разнообразен; ни один вид микроорганизмов не составляет более 3 % общей численности микробных клеток.

Микроорганизмы рубца расщепляют целлюлозу и другие сложные углеводы, присутствующие в поглощенном животном корме, образуя жирные кислоты и газы.

Суммарный микробиологический процесс, происходящий в рубце, можно представить следующим уравнением:



Разложение гемицеллюлоз

Гемицеллюлозы представляют собой второй после целлюлозы наиболее важный источник углеводов в природе.

Они входят в состав растительных клеточных стенок.

По химическому строению это слаборазветвленные гомо- или гетерополимеры из остатков ксилозы, маннозы, глюкозы и галактозы (все в D-форме), соединенных β -гликозидными связями (β -1,4, β -1,6, β -1,3 и др.); их цепи содержат заместители различной природы (ацетиловые или метиловые эфиры, уроновые кислоты, другие пентозы).

Гемицеллюлозы различного происхождения различаются по типам связей между остатками сахаров и степени ветвления.



Наиболее распространены среди гемицеллюлоз **ксиланы**, **маннаны** и **галактаны**, содержащие в качестве основных мономеров D-ксилозу, D-маннозу и D-галактозу соответственно.

Мономеры в них соединены β -1,4-гликозидной связью.

Ксилан можно рассматривать как аналог целлюлозы (ксилан отличается тем, что в нем β -D-ксилоза вместо $\text{CH}_2\text{—OH}$ -группы в положении 6 содержит водородный атом), но с меньшей степенью полимеризации и наличием ветвления.

Кроме ксилозы, ксилан содержит остатки арабинозы, глюкозы, галактозы и глюкуроновой кислоты



Ксиланы и другие гемицеллюлозы сравнительно легко гидролизуются, поэтому способность к использованию гемицеллюлоз широко распространена среди микроорганизмов.

Для полного гидролиза гемицеллюлоз требуется набор различных ферментов.

Например, в расщеплении ксилана принимают участие эндо- β -1,4-ксилаза, гидролизующая основную цепь, и β -ксилозидаза (экзогликозидаза), последовательно отщепляющая остатки D-ксилозы от нередуцирующего конца цепи.

Активность гемицеллюлазного комплекса определяют по скорости накопления редуцирующих сахаров (ксилозы или ксилобиозы).



Гемицеллюлозы активно разлагаются грибами, аэробными и анаэробными бактериями.

В этом процессе участвует значительно большее количество видов микроорганизмов, чем в разложении целлюлозы.

К микроорганизмам, обладающим гемицеллюлозо-разлагающими свойствами, относятся бактерии родов *Clostridium*, *Bacillus*, *Cytophaga*, *Sporocytophaga*, *Vibrio*, *Streptomyces*; грибы родов *Aspergillus*, *Rhizopus*, *Fomos*, *Polyporus* и др.

Гемицеллюлозы в кислых почвах обычно разлагают грибы, в нейтральных и щелочных — бациллы, бактерии рода *Sporocytophaga* и ряд других бактерий.



Разложение крахмала и других глюканов

Крахмал и другие глюканы разлагают ферменты *амилазы*.

Эндоамилазы расщепляют гликозидную связь внутри молекулы полисахарида.

К ним относятся α -амилаза, пуллуланаза и циклодекстрингликозилтрансферазы.

При их действии на молекулы глюканов образуются мальтоолигосахариды.

Циклодекстрингликозилтрансферазы, помимо α -амилазной активности, обладают способностью замыкать в кольцо короткоцепочечные (из 6-8 остатков глюкозы) полисахариды.



К *экзоамилазам* относятся β -амилаза, амилоглюкозидазы и глюкозидазы.

Эти ферменты расщепляют α -1,4-гликозидные связи на нередуцирующем конце цепи, не нарушая при этом общей целостности полимерной структуры полисахарида.

Гидролиз под действие β -амилазы приводит к образованию дисахарида мальтозы.

Амилоглюкозидазы последовательно отщепляют от полисахаридной цепи по одному остатку глюкозы.

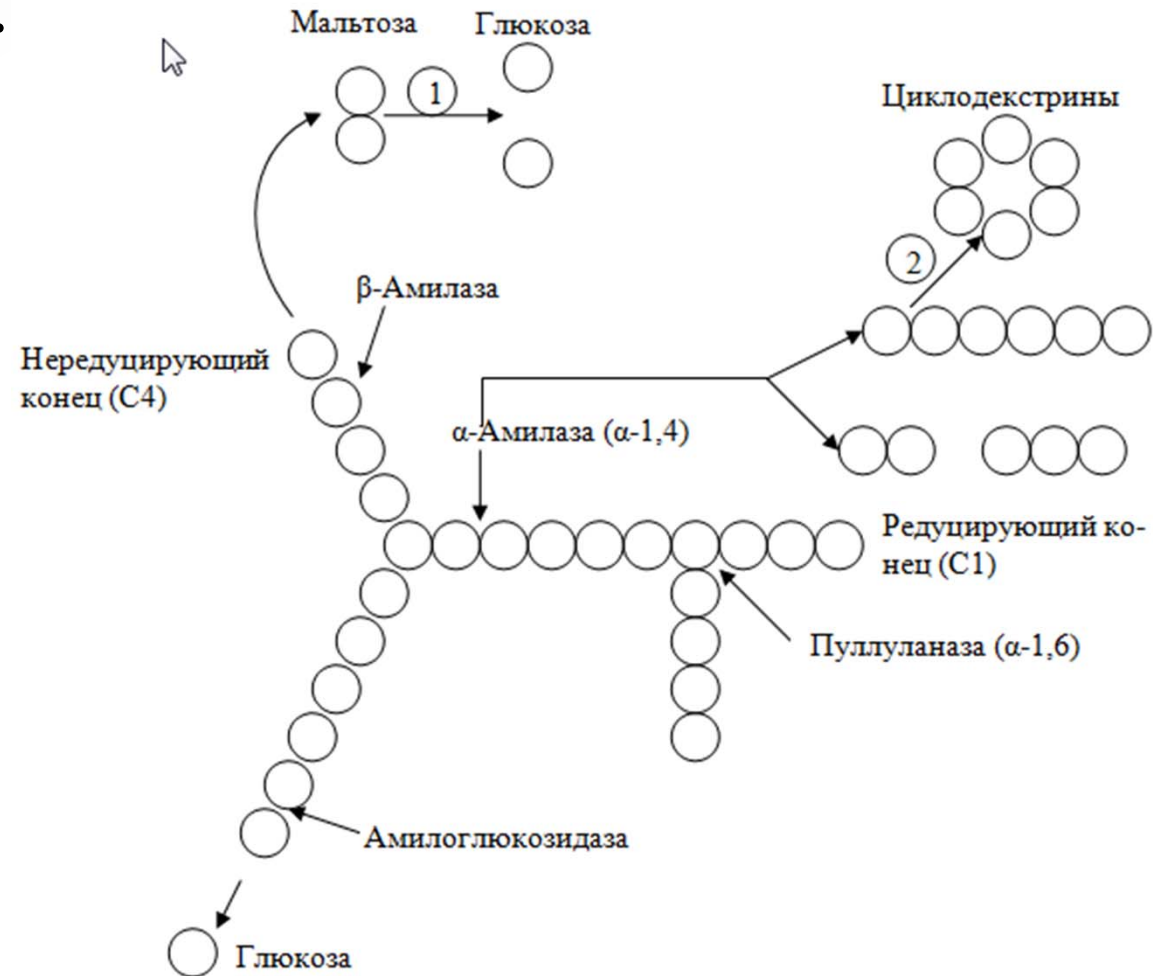
Глюкозидазы гидролизуют короткоцепочечные декстрины, например мальтозу, с образованием глюкозы.



Разложение крахмала:

1 – глюкозидаза;

2 – циклодекстрин-
глюкозилтрансфераза



Некоторые растения синтезируют кроме глюканов или вместо них **фруктаны**, или **леваны** – гомополисахариды, состоящие из остатков D-фруктозы. Они гидролизуются при участии фермента α -фруктаназы.

Способность к расщеплению крахмала и других глюканов при помощи амилалитических ферментов широко распространена у микроорганизмов.

К типичным микроорганизмам, разлагающим глюканы, относятся бактерии родов *Bacillus*, *Bacteroides*, *Clostridium*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Pyrococcus*, *Streptomyces*, *Thermotoga*, *Thermus*, *Thermomonospora*, *Thermoactinomyces*, *Thermoanaerobacter* и грибы рода *Aspergillus* (*A. oryzae*, *A. niger*, *A. wentii*).



Амилолитические ферменты, продуцируемые микроорганизмами, используются для получения из крахмала мальтозы, глюкозы, глюкозо-мальтозного сиропа, декстринов и циклодекстринов.

Особую ценность представляют термостабильные амилолитические ферменты, выделенные из термофильных микроорганизмов, так как они длительно сохраняют активность при температуре до 100 °С.



Разложение лигнина

Лигнин является одним из главных компонентов растительных тканей и по степени распространенности считается одним из основных природных высокополимерных органических соединений.

По химической структуре это ароматический полимер, мономерными единицами которого являются фенилпропаноиды (п-кумаровый, конифериловый и синаповый спирты, соединенные разнообразными связями).

Разрушение лигнина осуществляют, в первую очередь, мицелиальные грибы – возбудители белой гнили (например, базидиомицет *Phanerochaete chrysosporium*). Они разрушают лигнин с образованием почти белой легкометаболизированной массы, состоящей из целлюлозы и гемицеллюлозы.



Большинство представителей этой группы грибов сапротрофы, но некоторые (например, *Armillaria mellea*) известны как фитопатогенные.

Бактерии менее эффективно разлагают лигнин, но могут переводить его в водорастворимое состояние.

Это свойство обнаружено у представителей родов *Streptomyces*, *Pseudomonas*, *Clostridium*, *Actinomodura*, *Thermomonospora* и *Xanthomonas*.

Разложение лигнина происходит при участии ферментов пероксидаз **лигниназ**, которые катализируют восстановление пероксида водорода (H_2O_2) с образованием в качестве промежуточных продуктов высокореакционноспособных кислородных радикалов.



Разложение пектиновых веществ

Пектиновые вещества входят в состав срединных пластинок, образующихся между стенками соседних растительных клеток.

Существуют три типа пектиновых веществ:

протопектин – водонерастворимая составная часть клеточной стенки;

пектин – водорастворимый полимер галактуроновой кислоты, содержащий метилэфирные связи;

пектиновая кислота – водорастворимый полимер галактуроновой кислоты, свободный от метилэфирных связей.



Микроорганизмы синтезируют следующие ферменты, катализирующие распад пектиновых веществ:

- ***протопектиназу***, осуществляющую разложение протопектина с образованием растворимого пектина;
- ***пектинэстеразу***, гидролизующую метилэфирную связь пектина с образованием пектиновой кислоты и метилового спирта;
- ***пектиназу*** (полигалактуроназу), разрушающую связи между отдельными составляющими галактуроновой кислоты, пектина или пектиновой кислоты с образованием свободной D-галактуроновой кислоты.



Способность расщеплять пектиновые вещества присуща многим грибам и бактериям.

Из бактерий высокой пектолитической активностью обладают представители

- рода *Bacillus* (*B. macerans*, *B. polymyxa*),
- рода *Clostridium* (*C. pectinovorum*, *C. felsineum*, *C. pectinolyticum*, *C. flavum*, *C. corallinum* и др.),
- рода *Pectobacterium* (*P. carotovorum*, *P. atrosepticum* и др.).

Пектиновые вещества разлагаются под влиянием фитопатогенных грибов *Botrytis cinerea* и *Fusarium oxysporum*.

Следует отметить, что численность пектолитических микроорганизмов в почве чрезвычайно велика (10^5 клеток на 1 г почвы).



Микроорганизмы, разлагающие пектиновые вещества, играют важную роль при мочке льна, конопли, джута, канатника, кенафа и других лубоволокнистых растений.

Цель этого процесса – отделение пучков целлюлозных волокон от остальных растительных тканей, которые склеены пектиновыми веществами.

Пектолитические ферменты, кроме того, используются для различных технических целей (например, для осветления фруктовых и овощных соков).



Разложение хитина и хитозана

Хитин – гомополимер, состоящий из остатков N-ацетил-D-глюкозамина, соединенных β -1,4-гликозидной связью.

Хитозан – деацетилированная форма хитина, образуемая под действием деацетилазы у некоторых дрожжей и мицелиальных грибов.

Хитозан представляет собой водорастворимый, полидисперсный по молекулярной массе полимер D-глюкозамина.

Расщепление хитина в природе осуществляют хитинолитические микроорганизмы (бактерии и грибы), которые широко распространены в почве, донных осадках водоемов, кишечнике животных.

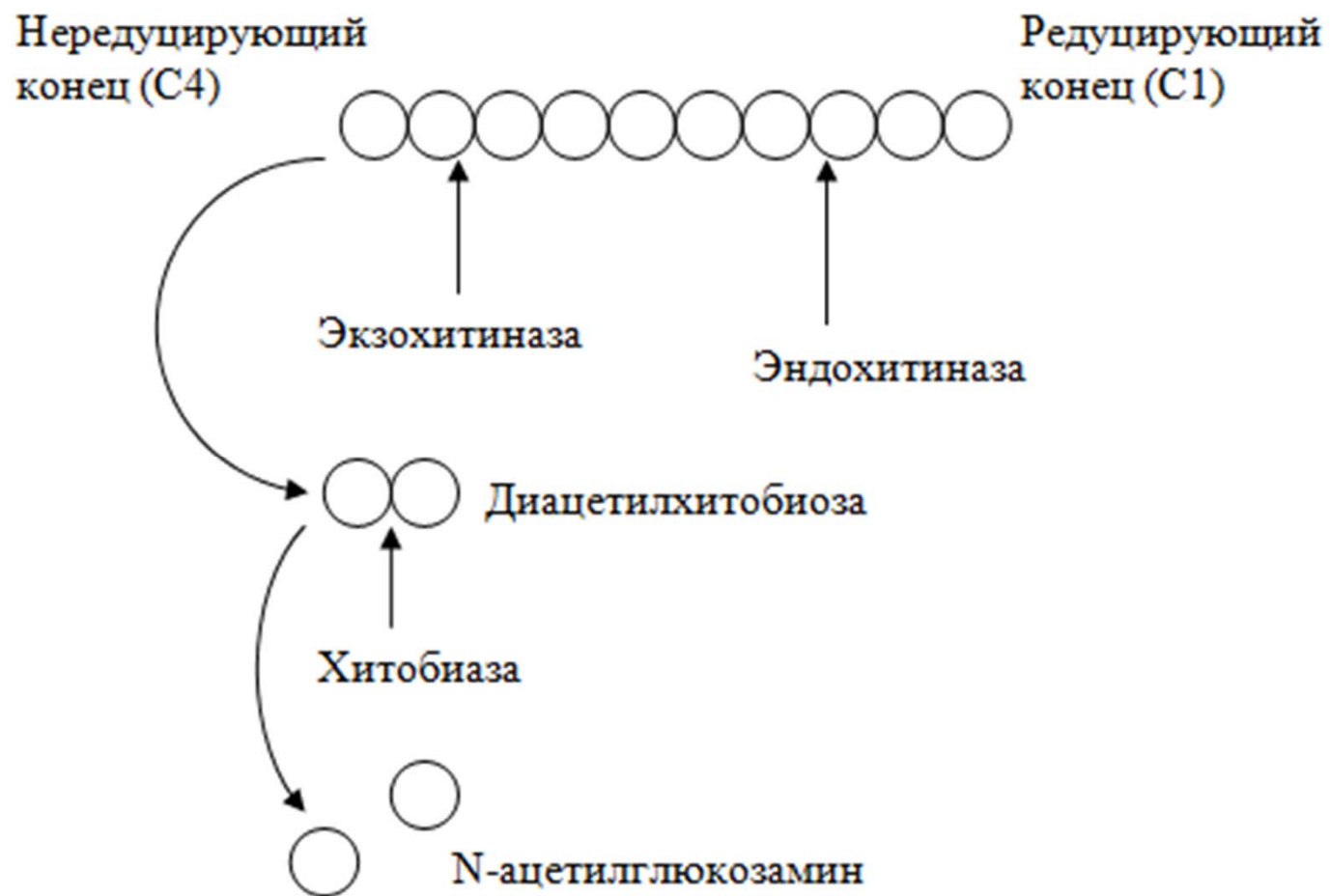


Способностью использовать хитин обладают как аэробные, так и анаэробные бактерии, например представители родов *Cytophaga*, *Chromobacterium*, *Vibrio*, *Pseudomonas*, *Aeromonas*, *Streptomyces*, *Clostridium*, *Photobacterium*, *Bacillus*, *Serratia*, *Flavobacterium*, *Arthrobacter* и др.

Среди грибов способностью разлагать хитин обладают виды рода *Aspergillus* и *Mortierella*. Установлено, что в 1 г почвы содержится до 10^6 клеток микроорганизмов, использующих хитин.

Расщепление хитина микроорганизмами осуществляется с помощью ферментов **хитиназ** и ***N*-ацетилглюкозаминидаз**.





Использование белков микроорганизмами

Микроорганизмы синтезируют множество различных протеолитических ферментов.

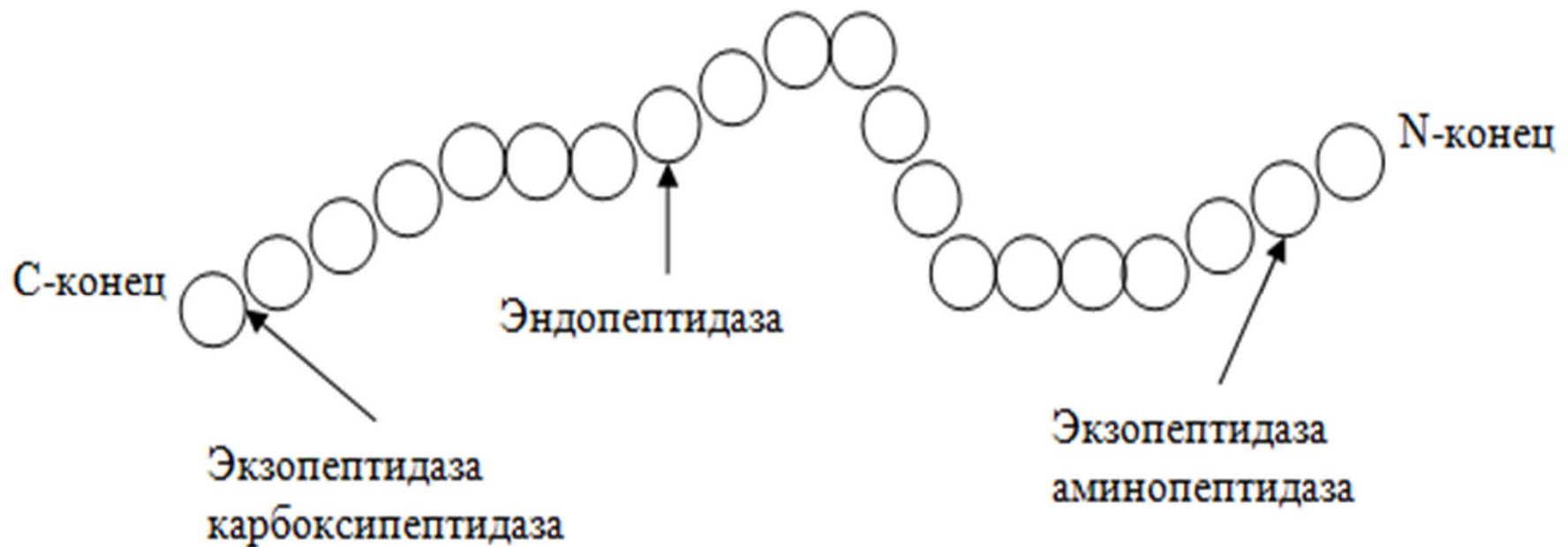
Их тип и количество зависят от вида микроорганизма и условий культивирования.

В зависимости от того, какие пептидные связи протеазы расщепляют, их делят на эндопептидазы и экзопептидазы.

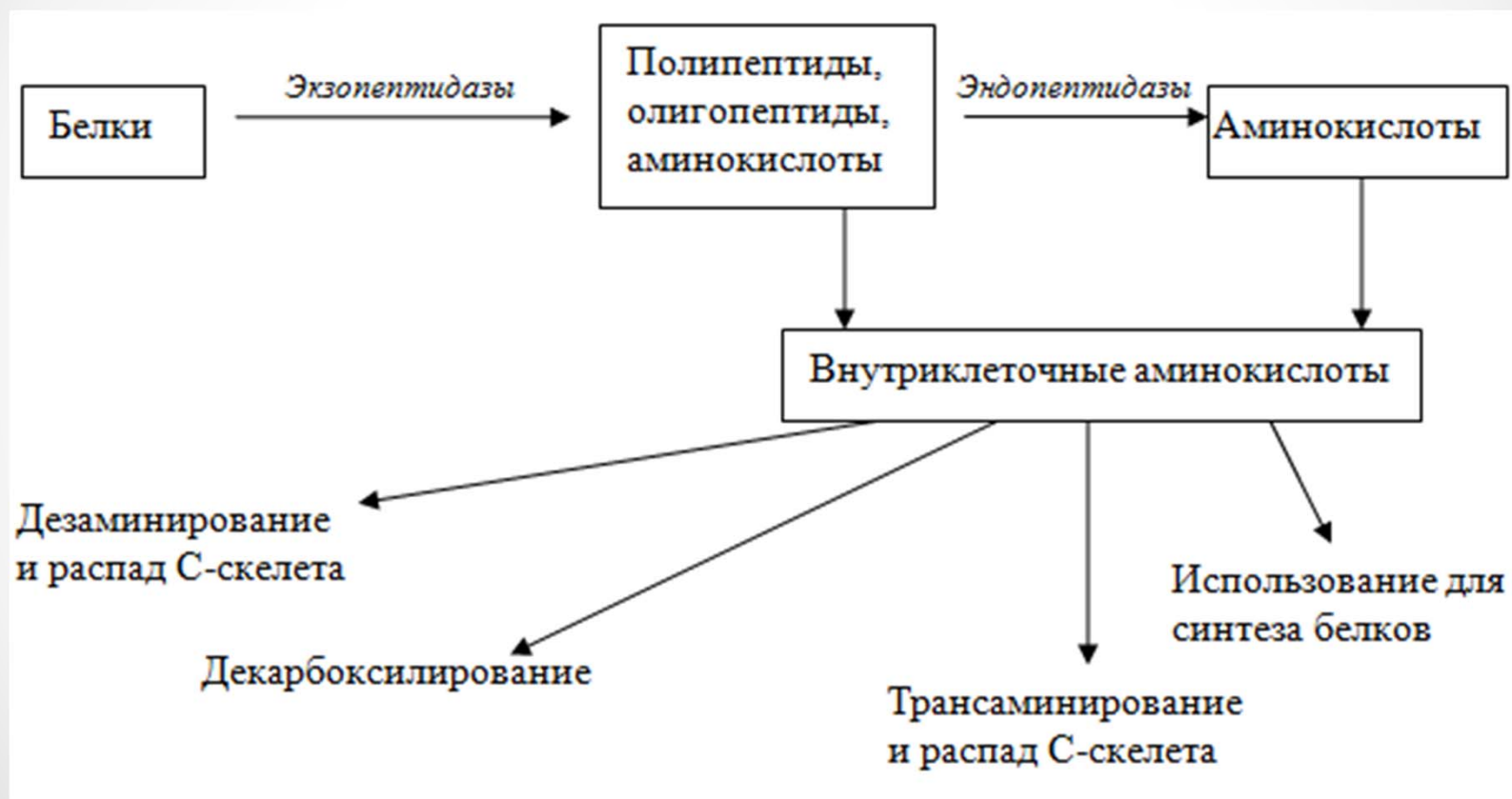
Эндопептидазы расщепляют пептидные связи внутри полипептидной молекулы, **экзопептидазы** отщепляют аминокислотные остатки от С- или N-конца полипептидной цепи.



Расщепление полипептидной цепи протеазами



Расщепление белков до аминокислот и пути из дальнейшего превращения:



Аэробное расщепление аминокислот

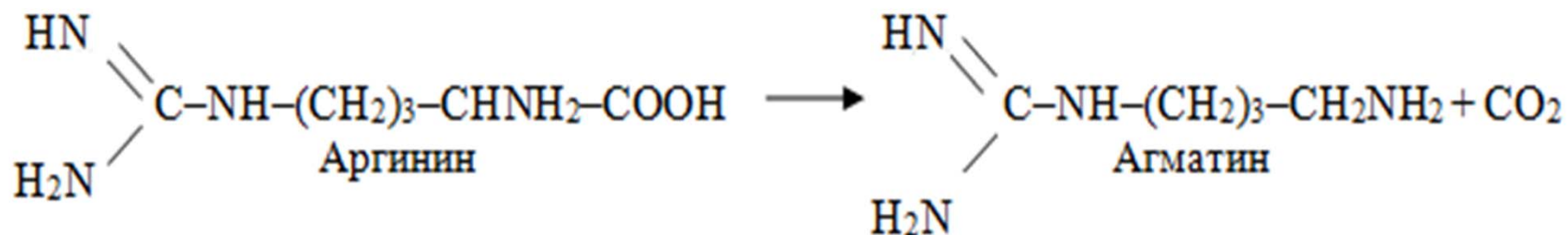
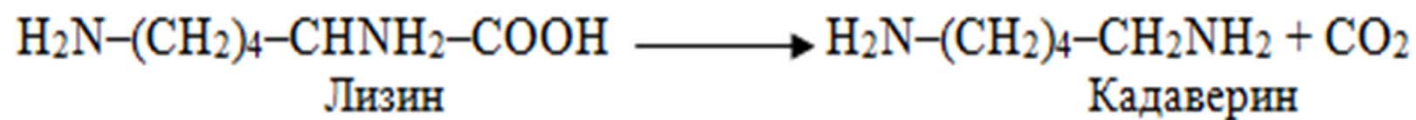
При аэробном метаболизировании аминокислот чаще всего происходит их декарбоксилирование или дезаминирование.

Ферменты декарбоксилазы синтезируются в основном в кислой среде.

В результате *декарбоксилирования аминокислот* образуются CO_2 и первичные амины, окисляемые далее до соответствующих жирных кислот.

Из первичных аминов наиболее известны кадаверин, путресцин и агматин (ранее их называли трупными ядами); они образуются соответственно из лизина, орнитина и аргинина.





Дезаминирование – это отщепление аммиака от аминокислоты.

Различают окислительное дезаминирование и дезаминирование, приводящее к образованию ненасыщенных соединений.

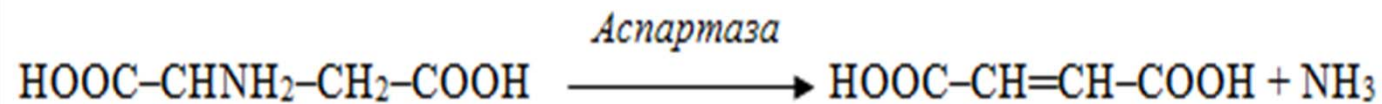
Окислительное дезаминирование осуществляют различные ферменты дегидрогеназы.

Это наиболее распространенный тип расщепления аминокислот.

Дегидрогеназы аминокислот катализируют эндергонические реакции окисления с участием НАД⁺, например окисление аланина до пирувата + NH₃ (аланиндегидрогеназа) или глутамата до 2-оксоглутарата + NH₃ (глутаматдегидрогеназа).



Примером **дезаминирования**, приводящего к образованию **ненасыщенного соединения**, является дезаминирование аспарагиновой кислоты в фумаровую:

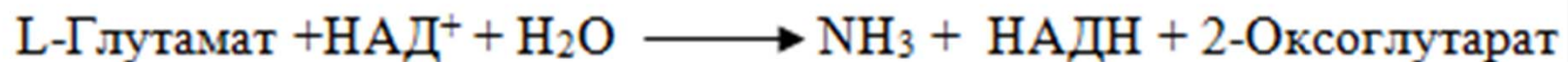


Окисление аминокислот может осуществляться также **путем трансаминирования**. Оно включает 2 этапа.

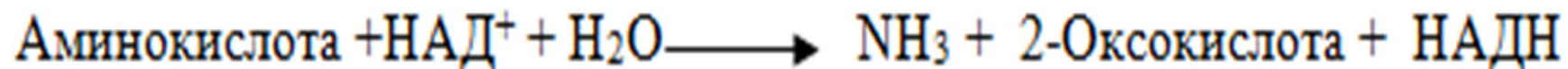
На первом этапе α -аминогруппа донорной аминокислоты переносится трансаминазами на 2-оксоглутарат или пируват с образованием соответствующей 2-оксокислоты:



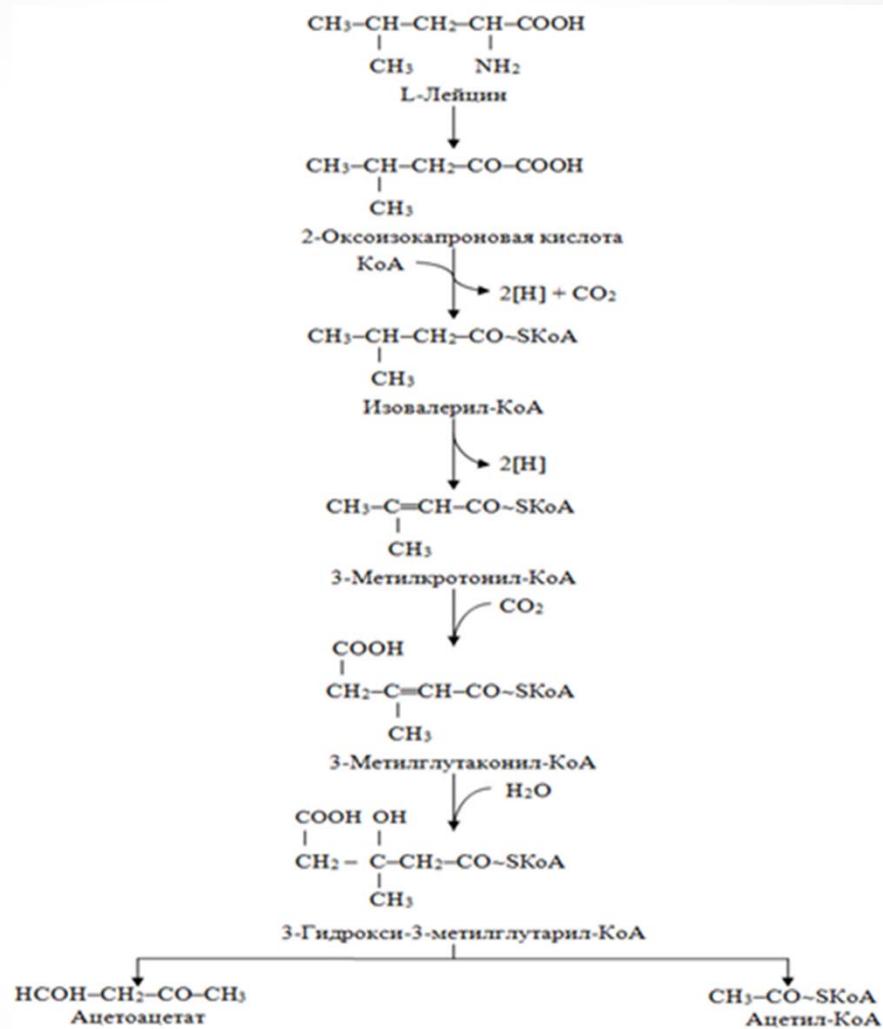
Продукт реакции – глутамат или аланин – подвергается окислительному дезаминированию, при котором используется 2-оксокислота в качестве акцептора аминокруппы:



В итоге аминокислота окисляется с образованием 2-оксокислоты и NH_3 :



Путь расщепления лейцина



Лекции по курсу «Физиология микроорганизмов». Лектор доцент Лысак В.В.



Сбраживание аминокислот микроорганизмами

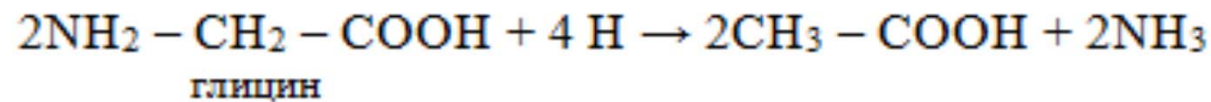
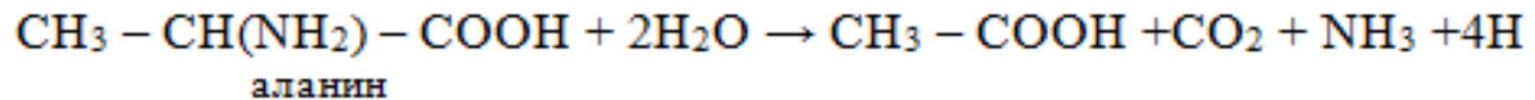
Сопряженное сбраживание аминокислот носит название *реакции Стикленда*.

Для реакции Стикленда характерно, что одна аминокислота, взятая в отдельности, практически не расщепляется, тогда как соответствующая пара аминокислот сбраживается очень быстро:

- один из членов этой пары используется в качестве донора электронов,
- а другой – в качестве акцептора электронов.



Например, в паре аланин-глицин: аланин окисляется, а глицин восстанавливается:



Такой тип брожения присущ пептолитическим клостридиям, таким как

C. sporogenes,

C. histolyticum,

C. botulinum,

C. sticklandii и др.

В 1940-х гг. Г. Баркер (Barker) с сотрудниками выделил клостридии и родственные им неспорообразующие анаэробные бактерии, способные осуществлять брожение в присутствии только одной аминокислоты.

Так, *Clostridium propionicum* в качестве единственного субстрата брожения использует аланин; недавно выделенный вид *Eubacterium acidaminophilum* – глицин.

Как показывает анализ 16S-рРНК, почти все микроорганизмы, способные сбраживать аминокислоты, относятся к клостридиям и родственным им бактериям.



Процесс сбраживания аминокислот состоит из ряда анаэробных окислительно-восстановительных реакций.

В нем участвуют две молекулы аминокислот, из которых одна окисляется, другая восстанавливается.

Эта пара может состоять из молекул различных аминокислот или одной и той же аминокислоты.

И в окислительной, и в восстановительной ветвях процесса брожения могут участвовать следующие аминокислоты:

аланин, цистеин, глицин, метионин, лейцин,
фенилаланин, серин, треонин, триптофан, тирозин.

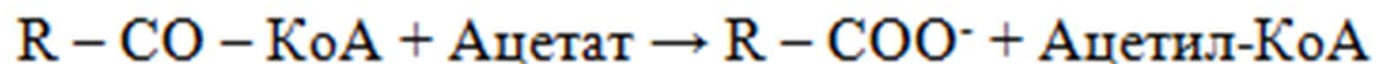


Изолейцин и валин используются исключительно как доноры электронов, пролин – только как акцептор электронов.

Окислительная ветвь всегда сопряжена с субстратным фосфорилированием, обеспечивающим рост бактерий.

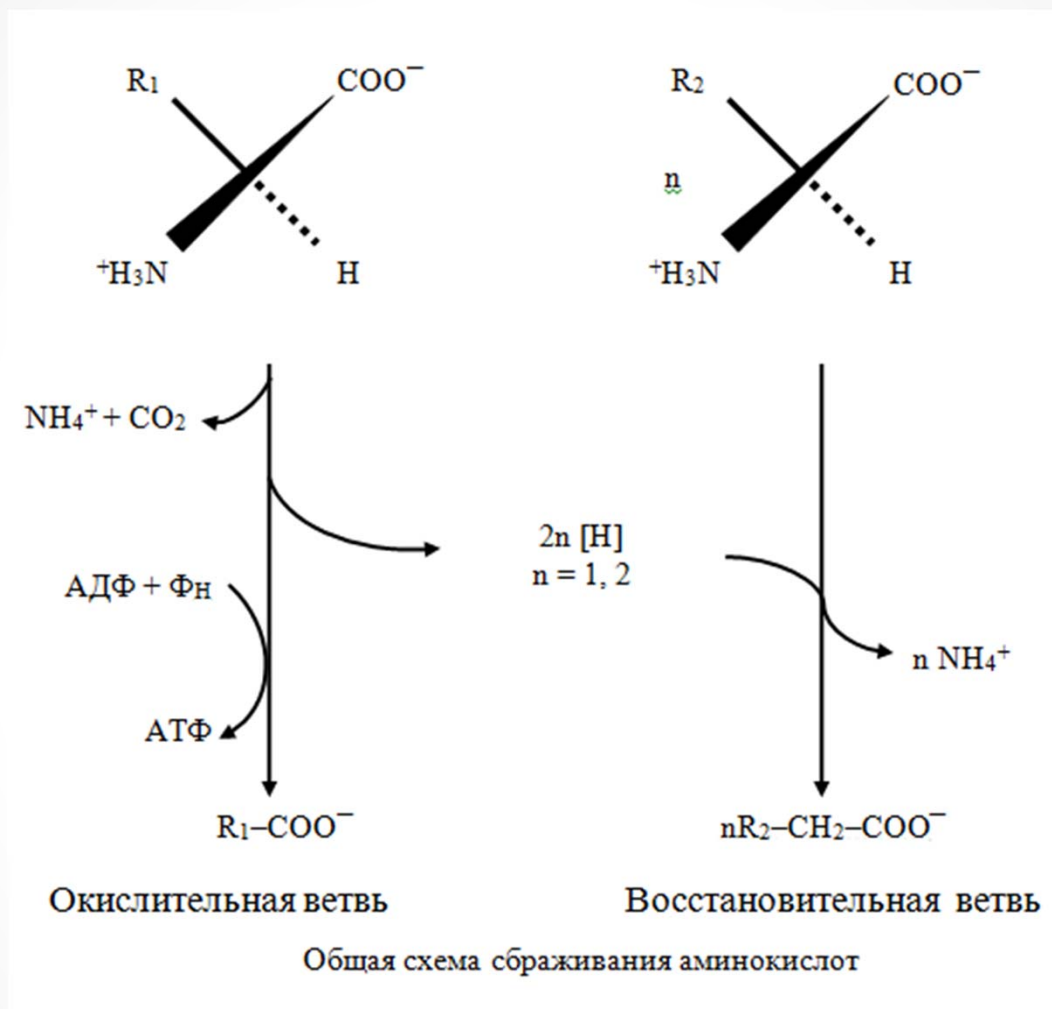
Как правило, вначале образуется ацил-КоА, который при участии КоА-трансферазы превращается в ацетил-КоА.

Далее при участии ацетилтрансферазы и ацетаткиназы синтезируется АТФ.



В реакциях восстановительной ветви брожения АТФ не образуется.





Анаэробное разложение (сбраживание) азотистых оснований

Пуриновые основания сбраживают анаэробные бактерии *Clostridium acidurici*, *C. purinolyticum*, *Peptostreptococcus asaccharolyticus*.

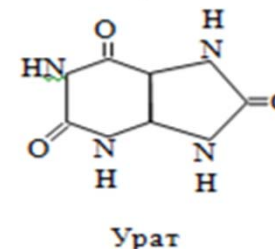
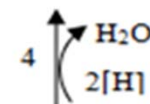
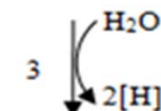
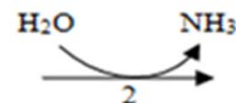
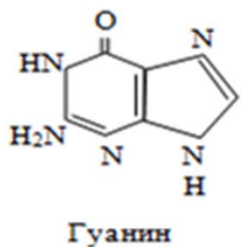
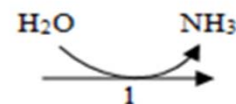
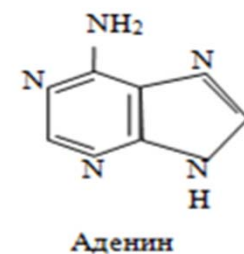
Эти микроорганизмы настолько «специализировались» на сбраживании данных соединений, что не могут расти ни на каком другом субстрате.

Сбраживание пуриновых оснований начинается с их превращения в ксантин, который далее разлагается с образованием аммиака, диоксида углерода, формиата и ацетата.

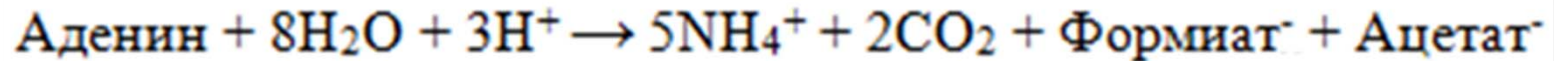
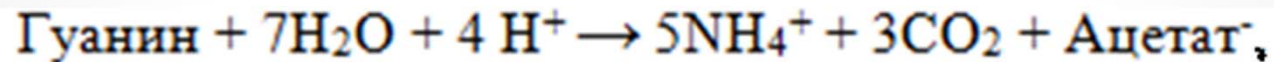


Превращение аденина, гуанина и урата в ксантин

- 1 – адениндезаминаза;
- 2 – гуаниндезаминаза;
- 3 – ксантиноксидаза;
- 4 – ксантиндегидрогеназа

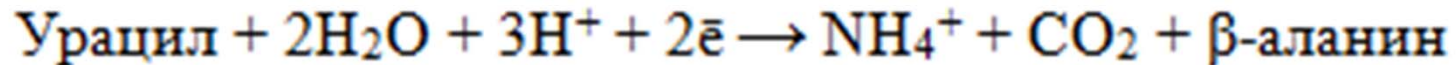


Суммарные реакции сбраживания пуринов выглядят следующим образом:



Пиримидиновые основания сбраживают только некоторые виды бактерий, например, *Clostridium uracilium*, *C. oroticum* и *C. barkeri*. Хорошо изучены лишь процессы восстановления урацила.

Показано, что при росте на среде сложного состава бактерии *C. uracilium* восстанавливают урацил до дигидроурацила, который далее гидролизуется с образованием CO_2 , аммиака и β -аланина:



Далее в результате простого β -элиминирования β -аланин превращается в β -аланин-КоА, а затем в акрилоил-КоА, который через образование пропионил-КоА восстанавливается в пропионовую кислоту.

Таким образом, подытоживая все сказанное можно заключить, что способностью сбраживать азотистые основания обладает небольшая группа клостридий и родственных им организмов.

Катаболизм всех пуриновых оснований начинается с их превращения в ксантин, который далее разлагается с образованием аммиака, диоксида углерода, формиата и ацетата.

Механизм разложения пиримидиновых оснований исследован только для урацила. Это основание расщепляется с образованием β -аланина и аспартата соответственно.



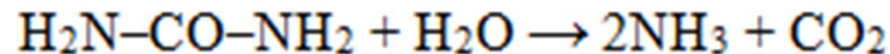
Аэробное окисление азотистых оснований

Пуриновые основания в аэробных условиях окисляются до глиоксилата и мочевины.

На первой стадии разложения аденин и гуанин превращаются в ксантин, который ксантиноксидаза окисляет до мочевой кислоты.

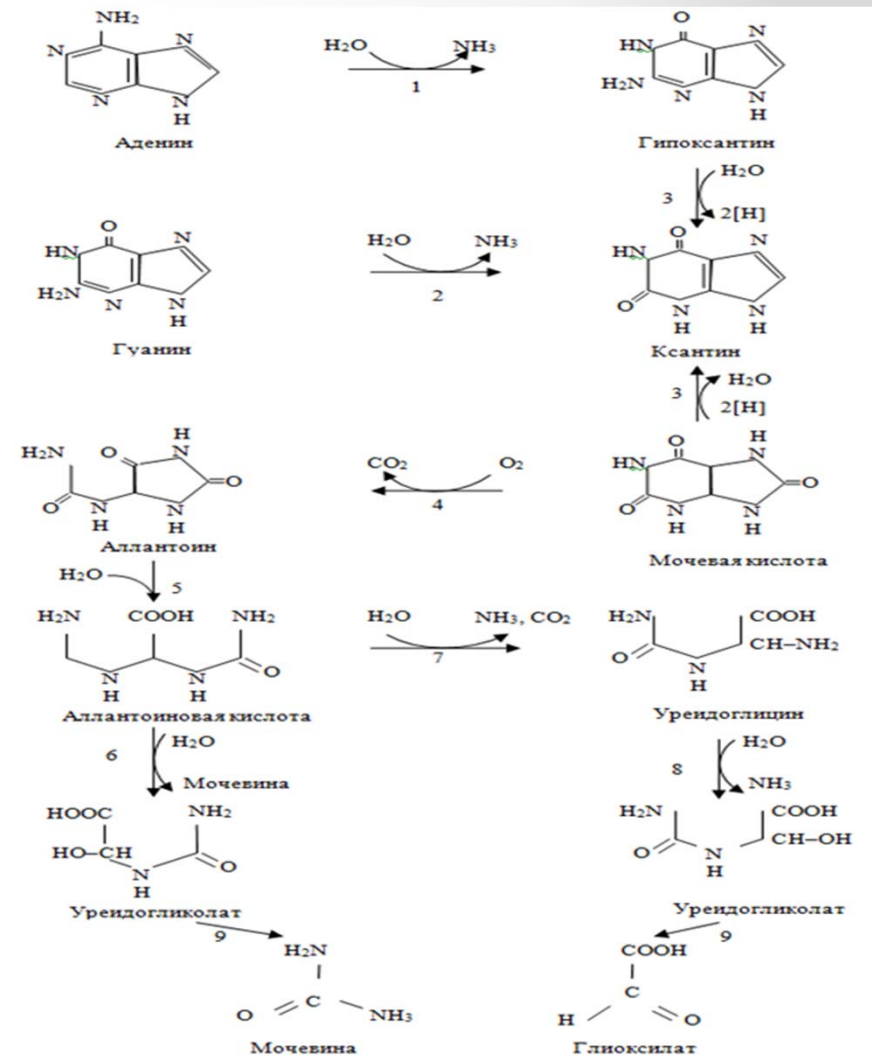
Далее мочевая кислота окисляется до аллантаина, после чего происходит его гидролиз с образованием аллантаиновой кислоты.

Аллантаиновая кислота разными путями у различных микроорганизмов разлагается на глицин и мочевины. Далее глицин превращается в глиоксилат, а мочевина под действием никельсодержащей уреазы гидролизуеться до CO_2 и аммиака:



Аэробное разложение пуриновых оснований:

- 1 – адениндезаминаза;
- 2 – гуаниндезаминаза;
- 3 – ксантиноксидаза;
- 4 – уриказа;
- 5 – аллантаиназа;
- 6 – аллантаоиказа;
- 7 – амидогидролаза
аллантаиновой кислоты;
- 8 – аминогидролаза
уреидоглицина;
- 9 – уреидогликолаза



Аэробное окисление азотистых оснований

В аэробных условиях *пиримидиновые основания* окисляются с образованием β -аланина.

Разложение *цитозина* начинается с его дезаминирования до урацила, который через 5,6-дигидроурацил и уреидопропионат превращается в β -аланин. β -аланин подвергается окислительному дезаминированию с образованием малонового полуальдегида, который далее окисляется до малонил-КоА.

Тимин разлагается с образованием промежуточного продукта β -аминоизобутират, который окисляется далее до метилмалоновой кислоты.

Метилмалоновая кислота через образование метилмалонил-КоА превращается в сукцинат.



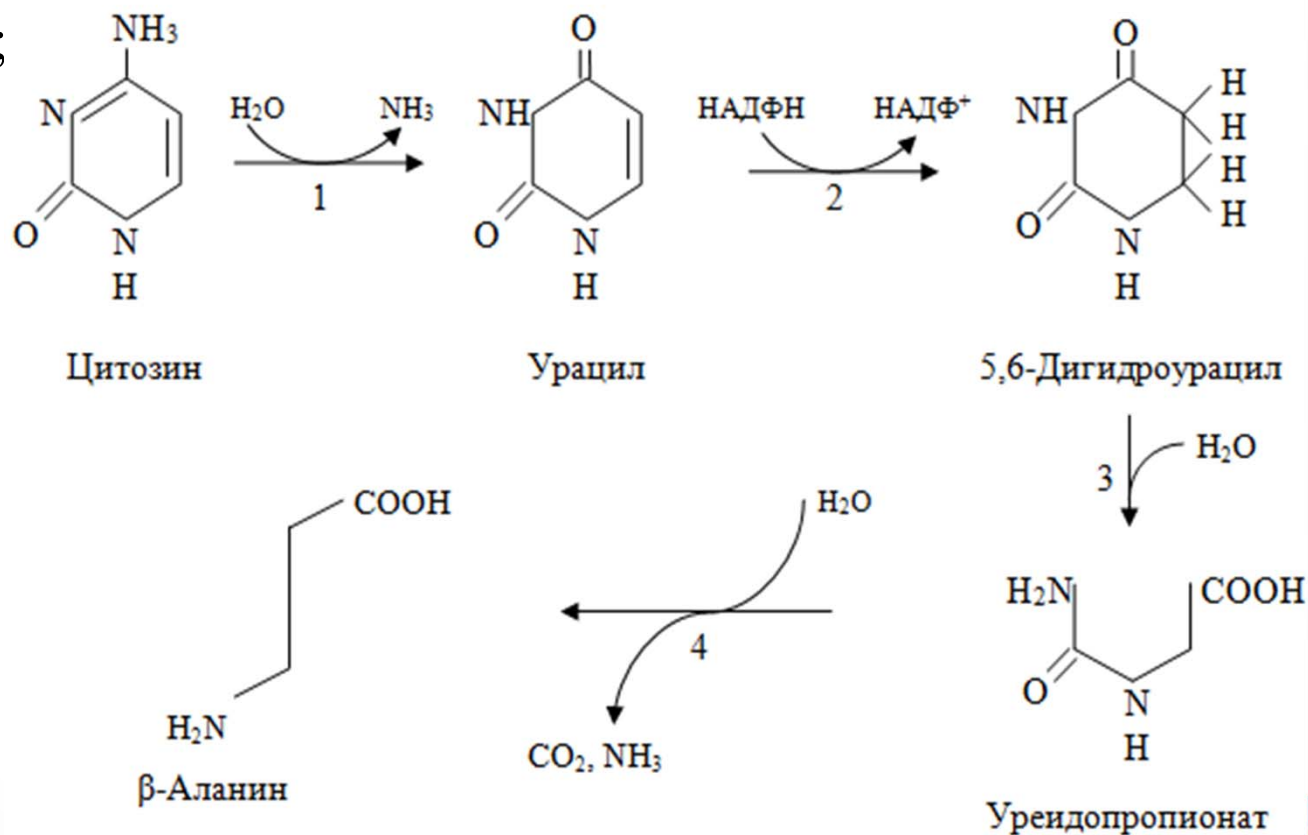
Аэробное разложение пиримидиновых оснований (цитозина и урацила):

1 – цитозиндезаминаза;

2 – 5, 6-дигидро-
урацилдегидрогеназа;

3 – 5, 6-дигидро-
урацилгидролаза;

4 – β -уреидо-
пропионаза

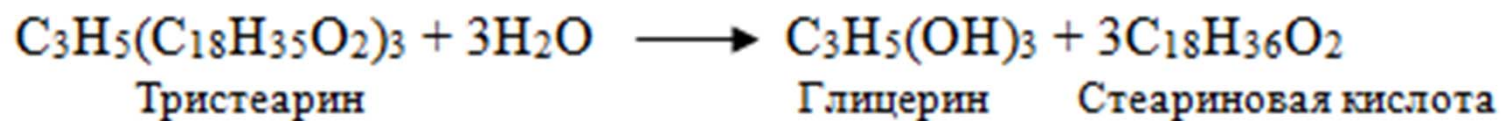


Окисление липидов и фосфолипидов микроорганизмами

Липиды и фосфолипиды способны окисляться многими бактериями и некоторыми грибами, но они не могут поглощаться клетками этих микроорганизмов, и поэтому сначала подвергаются воздействию экзоферментов гидролаз.

Липиды расщепляются ферментами липазами с образованием жирных кислот и глицерина.

Например, гидролиз тристеарина приводит к образованию стеариновой кислоты и глицерина:



Гидролиз фосфолипидов осуществляется фосфолипазами или лецитиназами.

Они расщепляют фосфолипиды типа фосфатидилхолина и лецитина.

Образовавшиеся в процессе гидролиза липидов и фосфолипидов жирные кислоты и глицерин подвергаются расщеплению, что сопровождается образованием молекул АТФ.

Глицерин при участии специфической фосфоферазы сначала фосфорилируется, затем окисляется через фосфоглицериновую кислоту до фосфоглицеринового альдегида.

Последний превращается гликолитическим путем в пировиноградную кислоту, которая далее вовлекается в ЦТК.



Расщепление образовавшихся при гидролизе жирных кислот происходит также сложным путем.

Сначала жирные кислоты активируются коэнзимом А, и при участии АТФ образуется ацильное производное жирной кислоты (ацил-КоА) и пирогосфат (фермент, катализирующий реакцию ацил-КоА-синтаза):

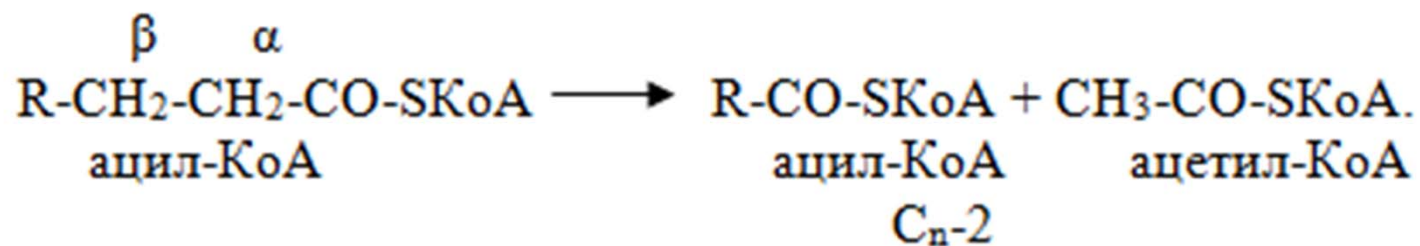


Пирогосфат далее гидролизуется пирогосфатазой:



Дальнейшее превращение ацил-КоА состоит из ряда β -окислений.

При β -окислении разрывается связь между α - и β -углеродными атомами в молекуле жирной кислоты:



Таким образом, в результате β -окисления жирной кислоты происходит образование ацетил-КоА и жирной кислоты на два атома углерода меньше, чем исходный субстрат.

Образовавшаяся жирная кислота подвергается таким же превращениям, как и исходная, укорачиваясь при каждом β -окислении на два углеродных атома.

В конечном итоге вся углеродная цепочка жирной кислоты расщепляется на двууглеродные фрагменты ацетил-КоА.

Так происходит с насыщенными жирными кислотами с четным числом углеродных атомов.



Если насыщенная кислота содержит нечетное количество углеродных атомов, то процесс заканчивается образованием соответствующего количества молекул ацетил-КоА и одной молекулы пропионил-КоА, которая карбоксилируется с образованием метилмалонил-КоА, далее подвергнутого изомеризации в сукцинил-КоА.

Ацетил-КоА включается в ЦКТ и окисляется до H_2O и CO_2 .



Расщепление ненасыщенных жирных кислот также осуществляется путем β -окисления, но предварительно они превращаются ферментативным путем в соединения, которые атакуются ферментами β -окисления.

Энергия, высвобождаемая при расщеплении жирных кислот, становится доступной для микроорганизма вследствие последующих превращений ацетил-КоА, НАДН и ФАДН₂.

Установлено, что при полном расщеплении высокомолярной жирной кислоты, например, пальмитиновой, образуется 136 молекул АТФ.



Липиды и фосфолипиды окисляются многими аэробными и анаэробными бактериями и грибами.

Наиболее активно осуществляют этот процесс бактерии *Pseudomonas fluorescens*, *P. pyocyanea*, *Serratia marcescens*, *Bacillus mycoides*, *B. mesentericus*, *B. stearothermophilus*, *Clostridium perfringens*, *C. sporogenes*, *Achromobacter lipoliticum* и др.

В разложении липидов и фосфолипидов принимают также участие мицелиальные грибы родов *Aspergillus*, *Penicillium* и дрожжи родов *Candida*, *Torula*.

