

**Общая  
характеристика  
метаболизма  
прокариот. Способы  
существования  
прокариот**

# Вопросы:

**1. Пищевые потребности прокариот.**

**2. Разнообразиие способов существования прокариот.**

# 1. Пищевые потребности

## прокариот

- **Основные соединения, усваиваемые бактериями** – углеводы, аминокислоты, жирные кислоты, спирты и др.
- **Некоторые бактерии утилизируют:** карболовую кислоту, парафин, углеводороды нефти, бензол, нафталин, каучук, резину, пестициды, красители, асфальт, полиэтиленовые пленки.

# Группировки микроорганизмов по используемым субстратам:

- ***Гидролитики*** – разлагают полимеры: целлюлозу, хитин, агар, белки, нуклеиновые кислоты и т.д.
- ***Газотрофы*** – используют газы. Например, метанотрофные бактерии – окисляют  $\text{CH}_4$  при помощи  $\text{O}_2$ , источник углерода  $\text{CO}_2$ .

## Микроорганизмы нуждаются в:

- ✓ элементах – С, Н, О, N, P, S, K, Ca, Mg, Fe;
- ✓ микроэлементах – Mn, Mo, Zn, Cu, Co, Ni, Va, B, Cl, Na, Se, Si и др.

# **Химический состав бактериальной клетки**

- $\text{H}_2\text{O}$  - 70-90 %
- Сухое вещество клетки - 10-30 % и представлено:

- ✓ Белки – 50 %
- ✓ Компоненты клеточной стенки – 10-20 %
- ✓ РНК – 10-20 %
- ✓ ДНК – 3-4 %
- ✓ Липиды – 10 %

# **Десять важнейших химических элементов в клетке:**

- ✓ углерод – 50 %,**
- ✓ кислород – 20 %,**
- ✓ азот – 14 %,**
- ✓ водород – 8 %,**
- ✓ фосфор – 3 %,**
- ✓ сера и калий – 1 %,**
- ✓ кальций – 0,5 %,**
- ✓ магний – 0,5 %,**
- ✓ железо – 0,02 %.**

# Источники углерода



**CO<sub>2</sub>**  
(автотроф  
ы)



**Органические  
соединения:**  
углеводы,  
органические  
кислоты, спирты и  
др.  
(гетеротрофы)

# Источники азота

- **Азот в восстановленной форме** – соли аммония, мочевины, *органические соединения азота* (аминокислоты, пептиды).
- **Окисленные формы азота** - нитрат ( $\text{NO}_3^-$ ). Нитриты токсичны.
- **Молекулярный азот** усваивают азотфиксирующие бактерии.
- **Азот в конструктивном метаболизме** клетки используется в форме аммония  $\text{NH}_4^+$ .

- **Источники:**

- ✓ фосфора - соли фосфорной кислоты

- ✓ серы – сульфаты

- ✓ магния -  $\text{MgSO}_4$

- ✓ натрия и хлора –  $\text{NaCl}$ ,

- ✓ кальция –  $\text{CaCO}_3$  или  $\text{CaCl}_2$

- ✓ железа – хлорид, сульфат или цитрат железа.

# Потребность в факторах роста

**Факторы роста** -  
пурины,  
пиримидины,  
аминокислоты,  
ВИТАМИНЫ

**Прототрофы**  
не нуждаются в  
факторах роста

**Ауксотрофы**  
нуждаются в  
факторах роста

## **2. Разнообразие способов существования прокариот**

**Тип питания прокариот можно установить с учетом:**

- 1. Способа получения энергии.**
- 2. Донора электронов и протонов.**
- 3. Источника углерода.**

# СПОСОБ ПОЛУЧЕНИЯ ЭНЕРГИИ

**ФОТОТРОФЫ**  
(источник энергии –  
солнечный свет)

получают энергию  
в процессе  
фотосинтеза –  
оксигенного и  
аноxygenного

**ХЕМОТРОФЫ**  
(источник энергии –  
окислительно-  
восстановительные  
реакции)

процессах:  
брожений,  
аэробного и  
анаэробного

# ДОНОР ЭЛЕКТРОНОВ И ПРОТОНОВ

```
graph TD; A[ДОНОР ЭЛЕКТРОНОВ И ПРОТОНОВ] --> B[ЛИТОТРОФЫ (от гр. litos – камень)]; A --> C[ОРГАНОТРОФЫ]; B --> D[Окисляют неорганические вещества: H2, H2S, S, NH4+, NO2-, Fe2+ и др.]; C --> E[Окисляют различные органические вещества];
```

**ЛИТОТРОФЫ**  
(от гр. litos –  
камень)

Окисляют  
неорганические  
вещества:  $H_2$ ,  $H_2S$ ,  $S$ ,  
 $NH_4^+$ ,  $NO_2^-$ ,  $Fe^{2+}$  и др.

**ОРГАНОТРОФЫ**

Окисляют  
различные  
органические  
вещества

# ИСТОЧНИК УГЛЕРОДА

```
graph TD; A[ИСТОЧНИК УГЛЕРОДА] --> B[АВТОТРОФЫ – используют CO2]; A --> C[ГЕТЕРОТРОФЫ – используют различные органические соединения];
```

АВТОТРОФЫ –  
используют  $\text{CO}_2$

ГЕТЕРОТРОФЫ –  
используют  
различные  
органические  
соединения

# ГЕТЕРОТРОФЫ

```
graph TD; A[ГЕТЕРОТРОФЫ] --> B[ПАРАЗИТЫ – патогенные микроорганизмы]; A --> C[САПРОФИТЫ («sapro» - гнилой, «phyton» - растение)]; B --> D[клетках (хламидии, туберкулезная палочка) или на тканях (микоплазмы)]; C --> E[разлагающимися растительными и животными остатками, и продуктами их прижизненных];
```

**ПАРАЗИТЫ –  
патогенные  
микроорганизмы**

**клетках (хламидии,  
туберкулезная  
палочка) или на  
тканях  
(микоплазмы)**

**САПРОФИТЫ («sapro» -  
гнилой, «phyton» -  
растение)**

**разлагающимися  
растительными и  
животными остатками, и  
продуктами их  
прижизненных**

# САПРОФИТЫ

```
graph TD; A[САПРОФИТЫ] --> B[Олиготрофы]; A --> C[Копиотрофы];
```

**Олиготрофы** (гр. oligos малый, trophe - пища) –развиваются при малых концентрациях органического вещества. Например, простекобактерия

**Копиотрофы** (гр. copiosus - изобилие) предпочитают изобилие пищевого субстрата. Например, кишечная палочка.

- **В зависимости от способа получения энергии, донора электронов и протонов, источника углерода у прокариот выделяют 8 типов обмена (способов существования).**

- **Хемолитоавтотрофия.** Водородные, тионовые, нитрифицирующие, железобактерии бактерии и другие.
- **Хемолитогетеротрофия.** Некоторые метанообразующие бактерии.
- **Хемоорганоавтотрофия.** Метилотрофные бактерии, окисляют муравьиную к-ту, а источник углерода – углекислый газ.
- **Хемоорганогетеротрофия.** Большинство прокариот и др. м-о, а также грибы, животные, человек.

- **Фотолитоавтотрофия.**

Цианобактерии, пурпурные, зеленые бактерии, растения.

- **Фотолитогетеротрофия.**

Некоторые цианобактерии, пурпурные, зеленые бактерии.

- **Фотоорганавтотрофия.**

Некоторые пурпурные бактерии.

- **Фотоорганогетеротрофия.**

Галобактерии.

- Некоторые прокариоты могут существовать на базе одного способа питания – их называют **облигатными**.
- **Миксотрофы** (мезотрофы) - могут переключаться с одного типа питания на другой в зависимости от условий среды. Например, цианобактерии, кишечная палочка и др.

**БРОЖЕНИЕ**

# Вопросы:

- 1. Общая характеристика брожений.**
- 2. Молочнокислородное брожение.**
- 3. Спиртовое брожение.**
- 4. Маслянокислородное брожение.**

# 1. Общая характеристика брожений

- **Брожение – окислительно-восстановительный процесс, протекающий в анаэробных условиях, приводящий к образованию АТФ.**
- **При брожениях окислителем и восстановителем служат органические соединения, образующиеся в ходе самого брожения.**
- **Внешних неорганических окислителей электроцепи нет**

- Брожение – это наиболее древний и примитивный способ получения энергии.
- Брожение осуществляют:
- определенные группы анаэробных и факультативно-анаэробных прокариот - *молочнокислые, маслянокислые бактерии, энтеробактерии (Escherichia coli) и др.*
- некоторые эукариотические микроорганизмы (*дрожжи Saccharomyces cerevisiae*).

- **АТФ в процессе брожения синтезируется путем субстратного фосфорилирования.**
- **Субстратное фосфорилирование – это синтез АТФ за счет переноса высокоэнергетической фосфатной группы от богатого энергией соединения на АДФ.**
- **Реакции субстратного фосфорилирования катализируются растворимыми ферментами.**
- **Процесс протекает в цитозоле и не связан с мембранами.**

- В брожении выделяют две стороны: окислительную и восстановительную.
- Процессы окисления сводятся к отрыву электронов от определенных метаболитов с помощью дегидрогеназ и акцептированию их другими молекулами, образовавшимися из

# Органические соединения, которые могут сбраживаться:

- **Углеводы (моно-, дисахара, полисахариды)**
- **Спирты**
- **Органические кислоты**
- **Аминокислоты, белки**
- **Пурины, пиримидины, нуклеиновые кислоты**

# Не способны сбразживаться:

- **Высокоокисленные соединения.**
- **Высоковосстановленные соединения:  
алифатические и  
ароматические  
углеводороды, высшие  
жирные кислоты.**

## Продукты брожений:

- Органические кислоты (молочная, масляная, пропионовая, уксусная, муравьиная и др.)
- Спирты (этиловый, бутиловый, пропиловый)
- Ацетон
- Газы:  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2$
- При сбраживании белков, аминокислот образуются дополнительные продукты –  $\text{NH}_3$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ , метилмеркоптан, разветвленные жирные кислоты, ароматические кислоты.

- Вид брожения определяется по основному продукту брожения, накапливающемуся в среде, реже по сброживаемому субстрату.

- Виды брожения:

- молочнокислое
- спиртовое
- маслянокислое
- пропионовокислое и т.д.

## О примитивности брожения

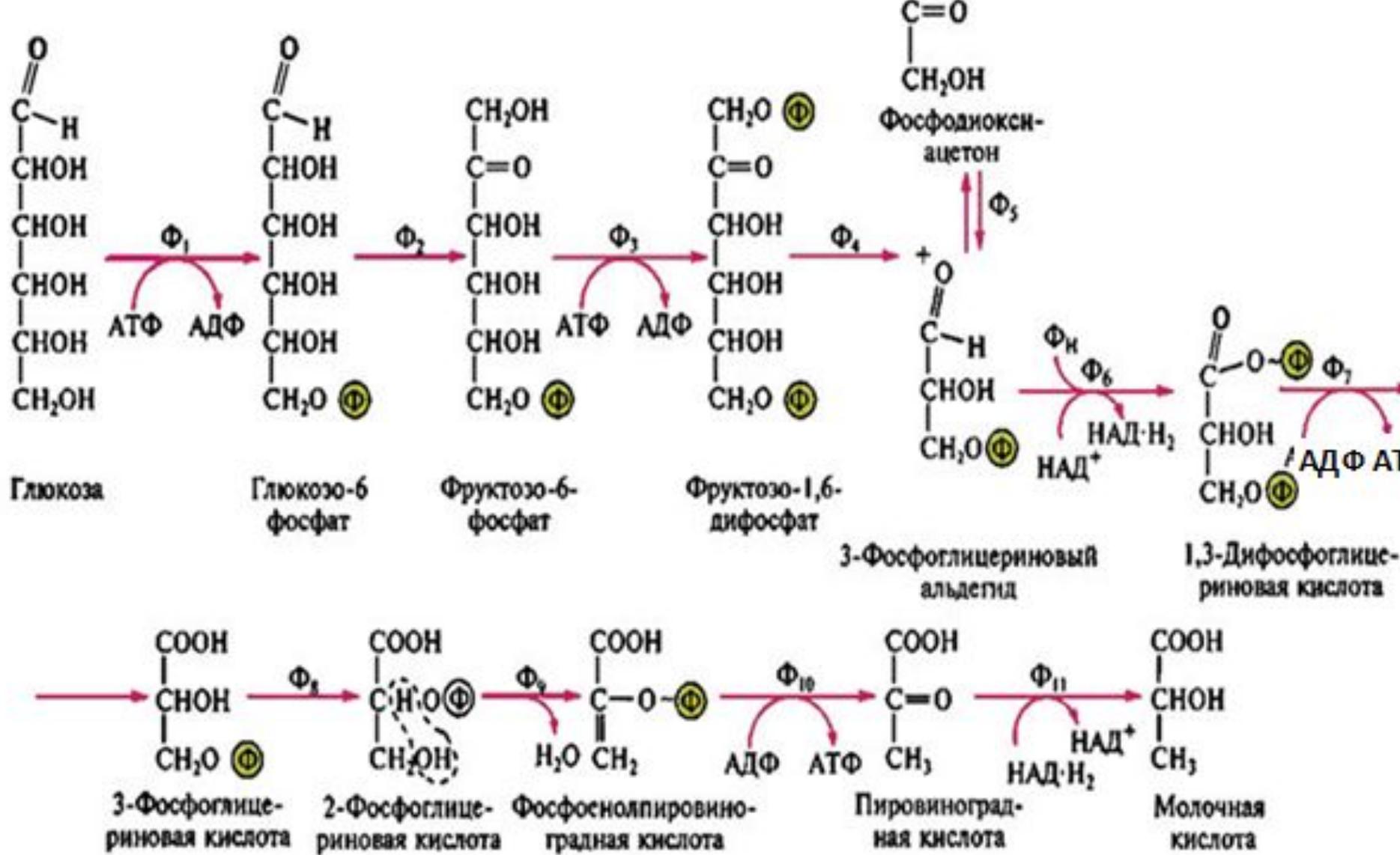
### свидетельствует следующее:

- Продукты брожения содержат значительное количество энергии, т.к. при брожении из субстрата извлекается лишь незначительная часть энергии.
- Невысокий энергетический выход брожений. Из-за этого клетке приходится перерабатывать огромное количество субстрата.
- Брожение протекает в цитозоле.
- Синтез АТФ происходит в процессе субстратного фосфорилирования.

## 2. Молочнокислое брожение

### *Гомоферментативное молочнокислое брожение (путь Эмбдена-Мейергофа-Парнаса)*

- **Эволюционно самый древний и примитивный вид брожения.**
- **Протекает по гликолитическому пути.**
- **Энергетический субстрат для брожения: моносахара (глюкоза) и дисахара (мальтоза, лактоза).**



ЭНЗИМЫ:  $\Phi_1$  - гексокиназа;  $\Phi_2$  - глюкозофосфатизомераза;  $\Phi_3$  - фосфотруктокиназа;  $\Phi_4$  - фруктозо-1,6-дифосфат-альдолаза;  $\Phi_5$  - триозофосфатизомераза;  $\Phi_6$  - 3ФГА-дегидрогеназа;  $\Phi_7$  - фосфоглицераткиназа;  $\Phi_8$  - фосфоглицеромутаза;  $\Phi_9$  - енолаза;  $\Phi_{10}$  - пируваткиназа;  $\Phi_{11}$  - лактатдегидрогеназа

## Суммарное уравнение процесса:



В молочную кислоту превращается до 85-98 % сахара в среде, поэтому этот вид брожения называют **гомоферментативным молочнокислым брожением**.

## Гомоферментативные молочнокисле бактерии:

1. р. *Streptococcus* (*S. lactis*, *S. thermophilus*, *S. diacetylactis*) – бактерии сферической или овальной формы, в парах или цепочках. Грам(+), неподвижные. Встречаются в почве, на поверхности растений, в молоке и молочных продуктах.

2. р. *Pediococcus* – кокки, в тетрадах или парах. Неподвижные. Грам(+), спор не образуют. Встречаются в квашеных овощах, силосе, молоке, сырах, пищеварительном тракте животных.

3. р. *Lactobacillus* подрод *Thermobacterium* (*Lactococcus lactis*, *L. delbrueckii*, *L. delbrueckii ssp. bulgaricus* – болгарская палочка) (растут при +45°C и не растут при +15°C) – палочки в парах или коротких

# Гетероферментативное молочнокислое брожение

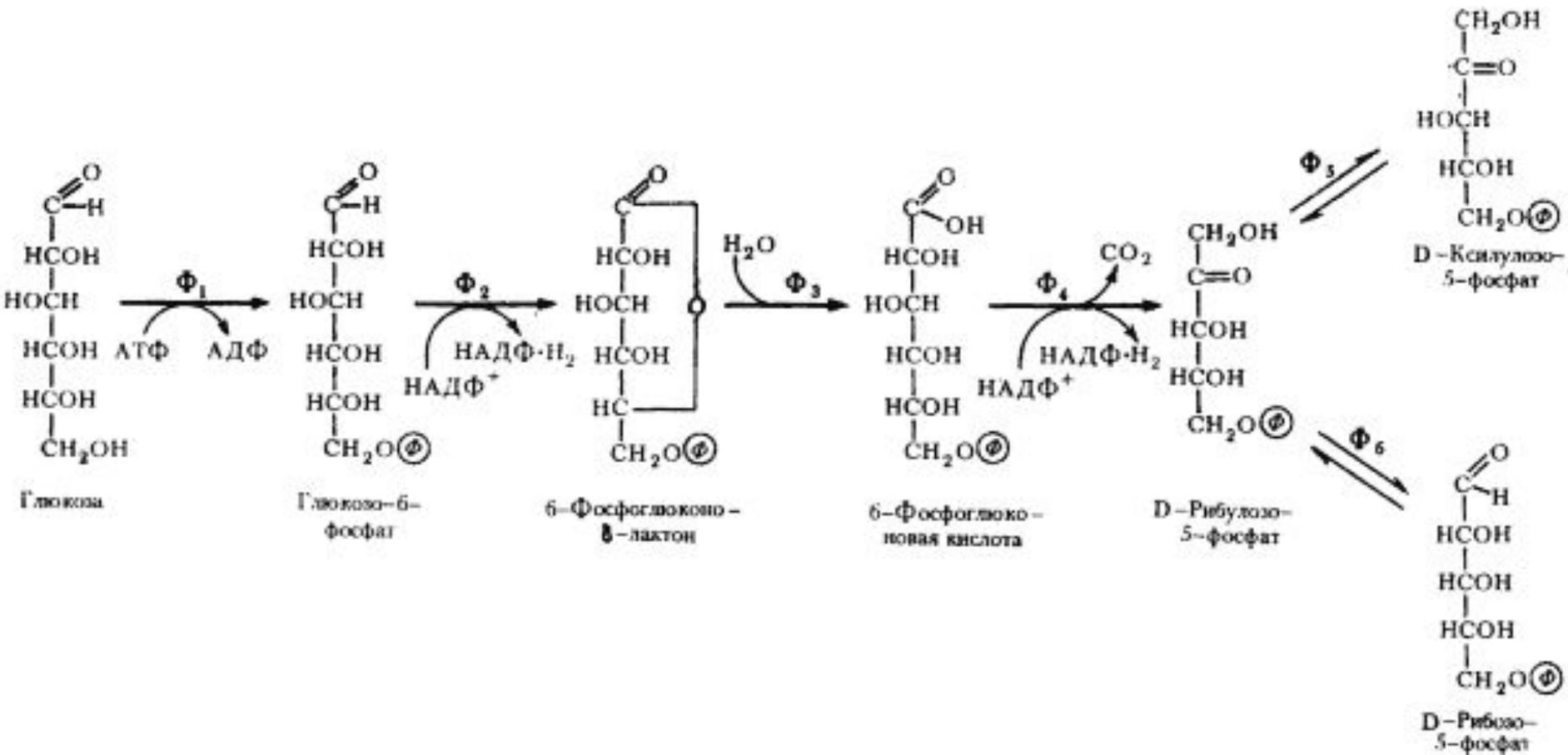
В этом брожении начальные превращения глюкозы идут через

ОКИСЛИТЕЛЬНЫЙ

пентозофосфатный путь (путь

Варбурга-Диккенса-Хореккера)

(ОПП)

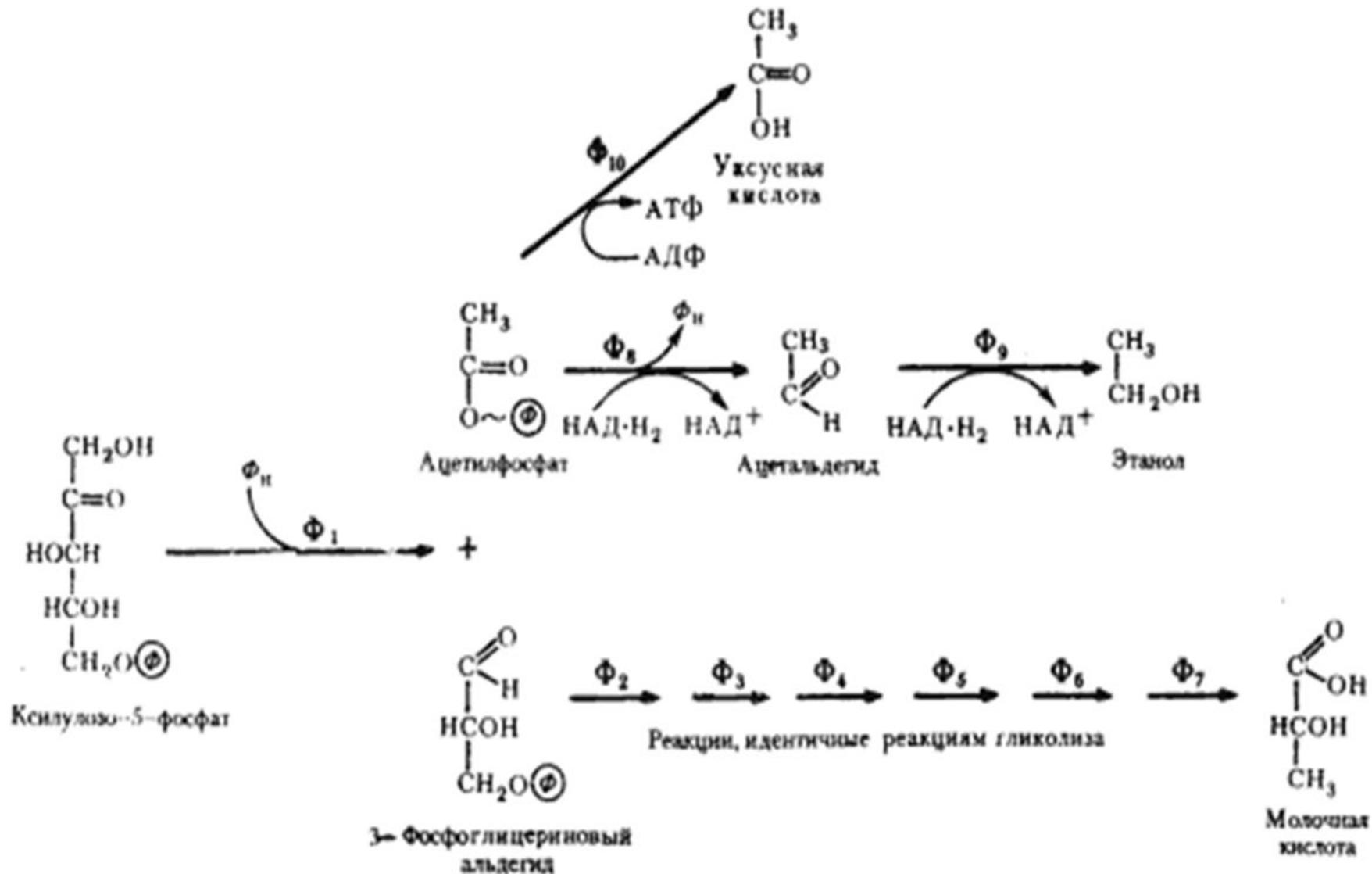


### Окислительный пентозофосфатный путь (начальные этапы)

$\Phi_1$  — гексокиназа;  $\Phi_2$  — глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа;  $\Phi_3$  — лактоназа;  $\Phi_4$  — фосфоглюконатдегидрогеназа (декарбоксилирующая);  $\Phi_5$  — фосфопентозоэпимераза;  $\Phi_6$  — фосфопентозоизомераза

**Суммарное уравнение: Глюкозо-6-фосфат + 2НАДФ<sup>+</sup> → рибозо-5-фосфат + CO<sub>2</sub> + 2НАДФ·Н<sub>2</sub>**

- АТФ на этом этапе не образуется.
- Первоначально ОПП возник для обеспечения клетки пентозами: **рибозо-5-фосфат** – важный предшественник в процессе синтеза нуклеотидов и нуклеиновых кислот.
- Также в данном процессе образуется восстановленный НАДФ•Н<sub>2</sub>, необходимый для процессов биосинтеза.
- Особенностью ОПП является перенос е̅ на НАДФ<sup>+</sup>, а не НАД<sup>+</sup>.
- Образуемый в ОПП **ксилулозо-5-фосфат**, используется для получения энергии **гетероферментативными молочнокислыми бактериями.**



Ф1 — пентозофосфокетолаза; Ф2 — 3-ФГА-дегидрогеназа; Ф3 — фосфоглицераткиназа; Ф4 — фосфоглицеромутаза; Ф5 — енолаза; Ф6 — пируваткиназа;

Ф7 — лактатдегидрогеназа; Ф8 — ацетальдегиддегидрогеназа;

Ф9 — алкогольдегидрогеназа; Ф10 — ацетаткиназа

**Конечные продукты  
гетероферментативного молочнокислого  
брожения:**

- **обязательные продукты - молочная кислота,  $\text{CO}_2$ ;**
- **некоторые виды образуют и этанол, и уксусную кислоту, другие – только уксусную кислоту, или только этанол.**

***В связи с тем, что образуется несколько разных продуктов, это вид брожения называется **гетероферментативным**.***

## Энергетический выход:

- глюкоза +  $\text{F}_\text{H}$  + АДФ  $\rightarrow$  лактат + АТФ + этанол +  $\text{CO}_2$
- глюкоза +  $2\text{F}_\text{H}$  +  $2\text{АДФ}$  +  $\text{НАД}^+$   $\rightarrow$  лактат +  $2\text{АТФ}$  + ацетат +  $\text{CO}_2$  +  $\text{НАД}\cdot\text{H}_2$

# Гетероферментативные молочнокислые бактерии:

- *р. Leuconostoc (Leuconostoc lactis)* - грам(+) бактерии сферической, овальной или палочковидной формы, одиночные, в парах или коротких цепочках. Неподвижные, неспоробразующие. Встречаются на растениях, в молочных и других пищевых продуктах. *L. mesenteroides* принимает участие в сбраживании углеводов при квашении капусты и силосовании растительных кормов для животных.
- *р. Lactobacillus* **подрод *Betabacterium*** – **виды *L. brevis*, *L. fermentum*** и др. входят в состав нормальной микрофлоры человека, обитают на слизистой ротовой полости, кишечника. Защищают человека от патогенов, колонизируя слизистые, а также за счет выделения молочной кислоты и лизоцима.

**Подрод *Streptobacterium*** – факультативные виды (*L. casei*, *L. plantarum*, *L. xylosis*): гексозы сбраживают по гликолитическому пути, пентозы по ОПП

# Практическое использование молочнокислых бактерий

- **Квашение овощей** (капуста, огурцы и т.д.) - происходит спонтанное молочнокислое брожение, благодаря деятельности *Lactobacillus plantarum* и др. молочнокислых бактерий.
- **Силосование растительных кормов для животных** - спонтанное молочнокислое

# **Применение молочнокислых бактерий в молочной промышленности**

- **Пастеризованное молоко или сливки сбраживают, добавляя закваски.**
- **В состав заквасок входят чистые культуры определенных видов молочнокислых бактерий.**

- **Сладкосливочное масло** готовят из сливок, которые сквашивают при помощи *Streptococcus lactis* и *S. cremoris*. Помимо молочной кислоты, эти бактерии образуют ароматические вещества (ацетоин и диацетил), придающие маслу характерный запах и вкус.
- **Творог** – для его приготовления используют закваски, содержащие *Streptococcus lactis*, *L. bulgaricus*, *S. thermophilus*. Они вызывают свертывание казеина (белок молока). Готовят при 22 °С – 18 часов или при 35 °С – 5 часов.
- **Кефир** – для приготовления в качестве закваски используют «кефирные грибки» (многокомпонентная закваска) - это **консорциум микроорганизмов, состоящий из молочнокислых, уксуснокислых бактерий и**

- **Сыры** – при изготовлении твердых сыров используют сычужный фермент для свертывания казеина. Молочнокислые бактерии – *L. casei*, *S. lactis* совместно с пропионовокислыми бактериями участвуют в процессе созревания сыров.
- **Йогурт** – это балканский национальный напиток - получают из пастеризованного молока, в которое вносят *S. thermophilus* и *L. bulgaricus* (болгарская палочка). Сквашивают 2,5-3 часа при  $t$  43-45°C.
- **Кумыс** – готовят обычно из кобыльего молока (реже верблюжьего), в состав закваски входит *L. bulgaricus* и дрожжи *Torula*.

- **Курунга** – национальный бурятский молочнокислый напиток, готовят из сырого парного коровьего молока на естественной многокомпонентной симбиотической закваске, в составе которой имеются **молочнокислые палочки** и **молочнокислые стрептококки**, **бифидобактерии**, **уксуснокислые бактерии**, **дрожжи** и «посторонняя микрофлора»: *Vacillus*, *Micrococcus* и др.
- **Сырокопченые колбасы** – добавляют **лактобациллы** и **микрококки**, они образуют молочную кислоту, которая обладает бактерицидными свойствами и предохраняет

### 3. Спиртовое брожение

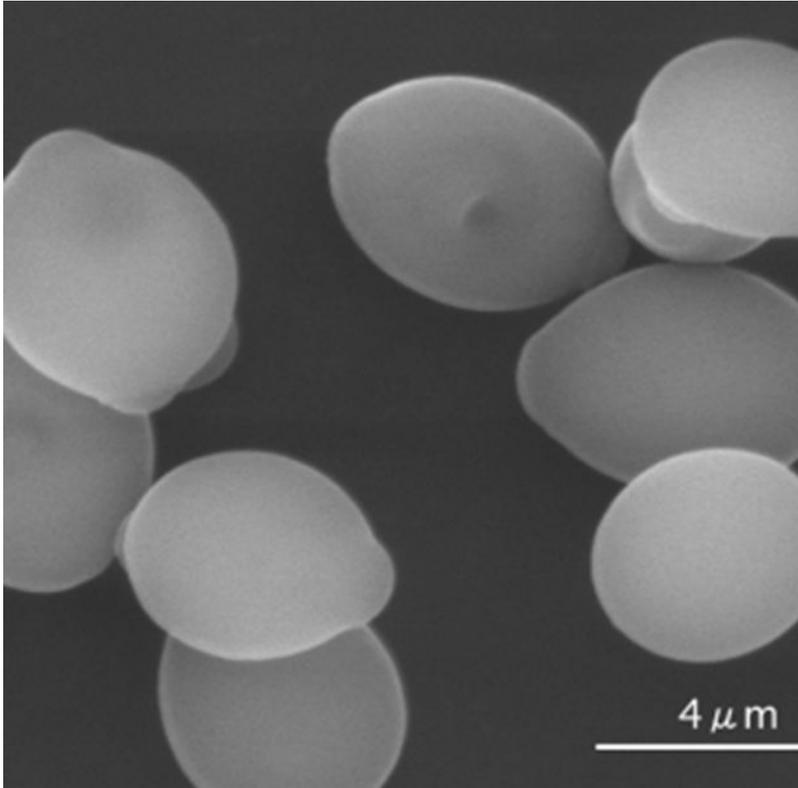
Возбудители спиртового брожения:

- *Saccharomyces cerevisiae* (пекарские дрожжи)

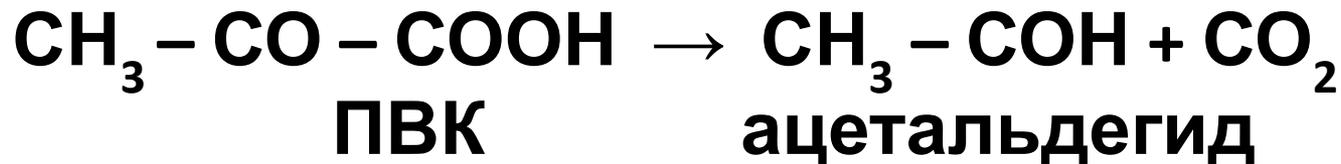
а также бактерии:

- *Sarcina ventriculi* – грам(+) анаэробные неподвижные кокки, в пакетах из 8 и более клеток, связаны между собой целлюлозой.
- *Erwinia amylovora* – грам(-) подвижные палочки, патогенные для растений.

# *Saccharomyces cerevisiae*

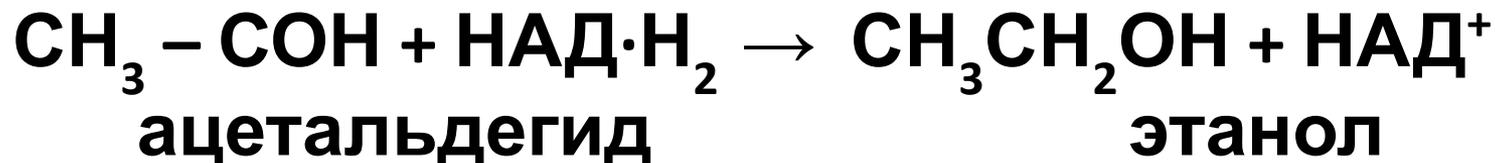


- Процесс спиртового брожения, осуществляемый дрожжами (*Saccharomyces cerevisiae*) идет **по гликолитическому пути до образования ПВК** (пировиноградной кислоты).
  - **Превращение пирувата в этанол происходит в два этапа:**
- 1 этап** – декарбоксилирование ПВК до ацетальдегида (уксусного альдегида):



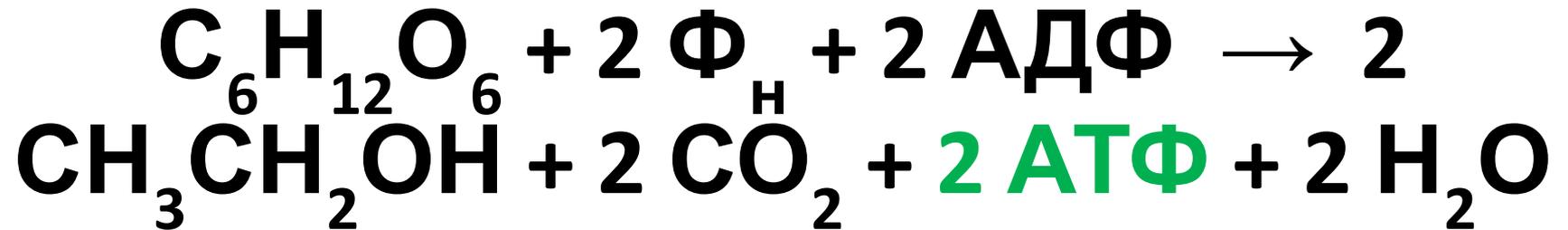
Реакцию катализирует фермент *пируватдекарбоксилаза*.

**2 этап** – восстановление ацетальдегида до этанола:



Реакцию катализирует фермент *алкогольдегидрогеназа*

# Суммарное уравнение:



• Во всех жидкостях, полученных путем дрожжевого брожения, содержатся сивушные масла (побочные продукты обмена изолейцина, лейцина и валина):

✓ пропанол,

✓ 2-бутанол,

✓ 2-метилпропанол,

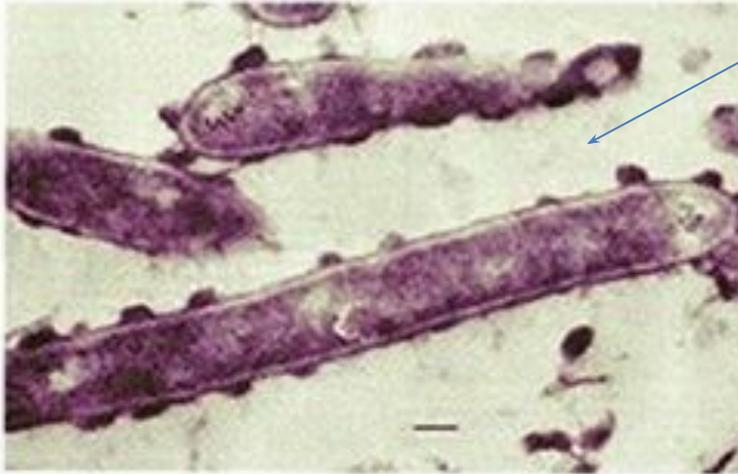
✓ амиловый и изоамиловый спирты.

- **Эффект Пастера:** аэрация подавляет брожение, уменьшает потребление глюкозы, а также образование этанола и  $\text{CO}_2$ .
- Спиртовое брожение может происходить **в условиях значительной аэрации при высоком содержании глюкозы в среде (1,5 – 2,0 %).**
- Подавление аэробного дыхания при высокой концентрации глюкозы - **эффект Кребтри (катаболитная репрессия)**

- **Дрожжи используют для получения спирта, в пивоварении, виноделии.**
- Штаммы *Saccharomyces cerevisiae* подразделяют на расы низового и верхового брожения.
- **Дрожжи низового брожения (большинство винных и пивных дрожжей)** функционируют при  $t +6 - +10 \text{ }^\circ\text{C}$  и ниже (до  $0 \text{ }^\circ\text{C}$ ). В конце брожения оседают на дно, формируя плотный осадок.
- **Дрожжи верхового брожения (спиртовые, хлебопекарные и некоторые пивные (светлое пиво и др.))** – функционируют при  $t +14 - +25 \text{ }^\circ\text{C}$ . В конце брожения всплывают на поверхность и образуют «шапку». Способность верховых дрожжей подниматься на поверхность, обусловлена тем, что клетки после почкования остаются соединенными в небольшие цепочки и пузырьки  $\text{CO}_2$  поднимают их на поверхность.

# 4. Маслянокислое брожение

**А**

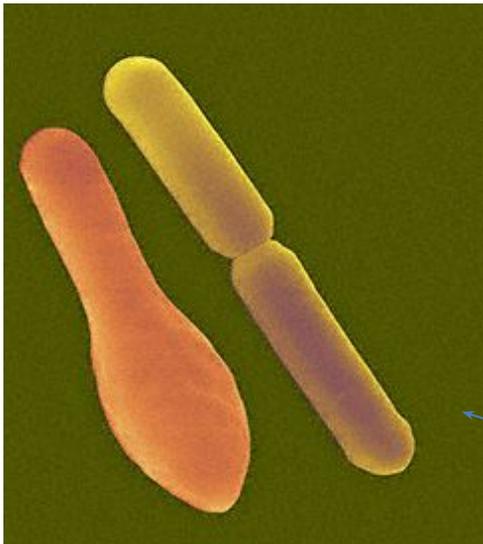


Возбудители брожения:  
анаэробные  
спорообразующие  
палочки рода *Clostridium*.

**А** – клетки *C. thermocellum*  
с целлюлосомами  
(центры  
целлюлолитической  
активности)

**В** - *C. sporogenes*

**В**



# 1. Сахаролитические кластридии

- сбраживают углеводы: моносахара (глюкоза, фруктоза и др.) и полисахариды - крахмал, пектин, целлюлозу, хитин. Полимеры предварительно гидролизуют при помощи экзоферментов.
- Продукты брожения: масляная, уксусная кислоты,  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2$ . Могут образовываться дополнительные нейтральные продукты: бутанол, пропанол, ацетон, этанол.
- К этой группе относятся *C. pasteurianum*, *C. butyricum*, целлюлозоразрушающий вид *C. thermocellum*.

**2. Протеолитические** – сбразивают аминокислоты, пептиды, белки; пептиды и белки предварительно гидролизуют при помощи протеаз.

- ✓ Продукты брожения:  $\text{NH}_3$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2$ , жирные кислоты и летучие соединения с неприятным запахом.
- ✓ К этой группе относятся сапрофитные клостридии, например, *C. sporogenes*, и патогенные клостридии – *C. tetani* и *C. botulinum*.

**3. Пуринолитические** – сбразивают гетероциклические азотсодержащие соединения - пурины и пиримидины.

# *Clostridium tetani* - возбудитель столбняка



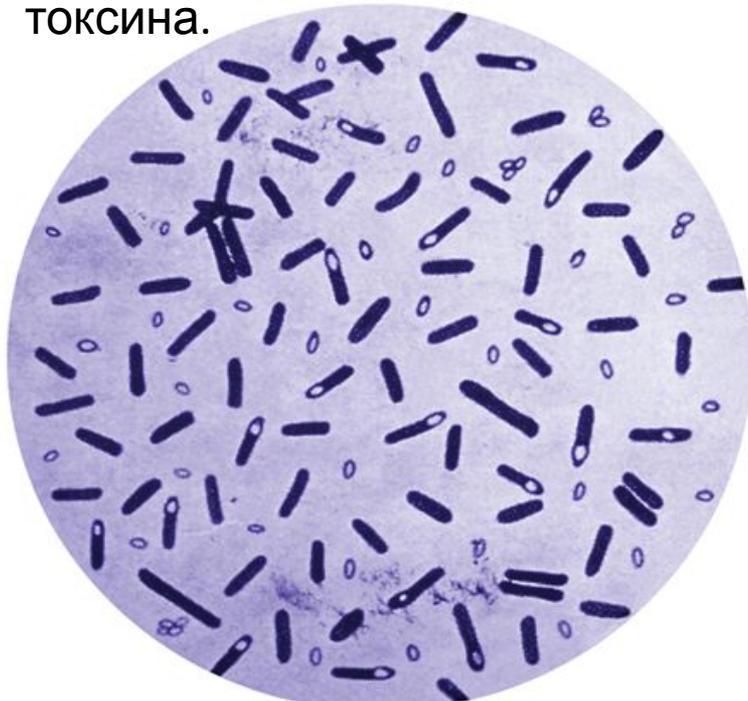
Опистотонус - судорожное сокращение всей скелетной мускулатуры при столбняке

**Тетаноспазмин** – белковый токсин *C. tetani*, проникает в нервные клетки, в ЦНС – вызывает судорожный синдром.

Художник Сэр Чарльз Белл (Sir Charles Bell), (1774-1842).  
Опистотонус.

# *Clostridium botulinum* - возбудитель ботулизма

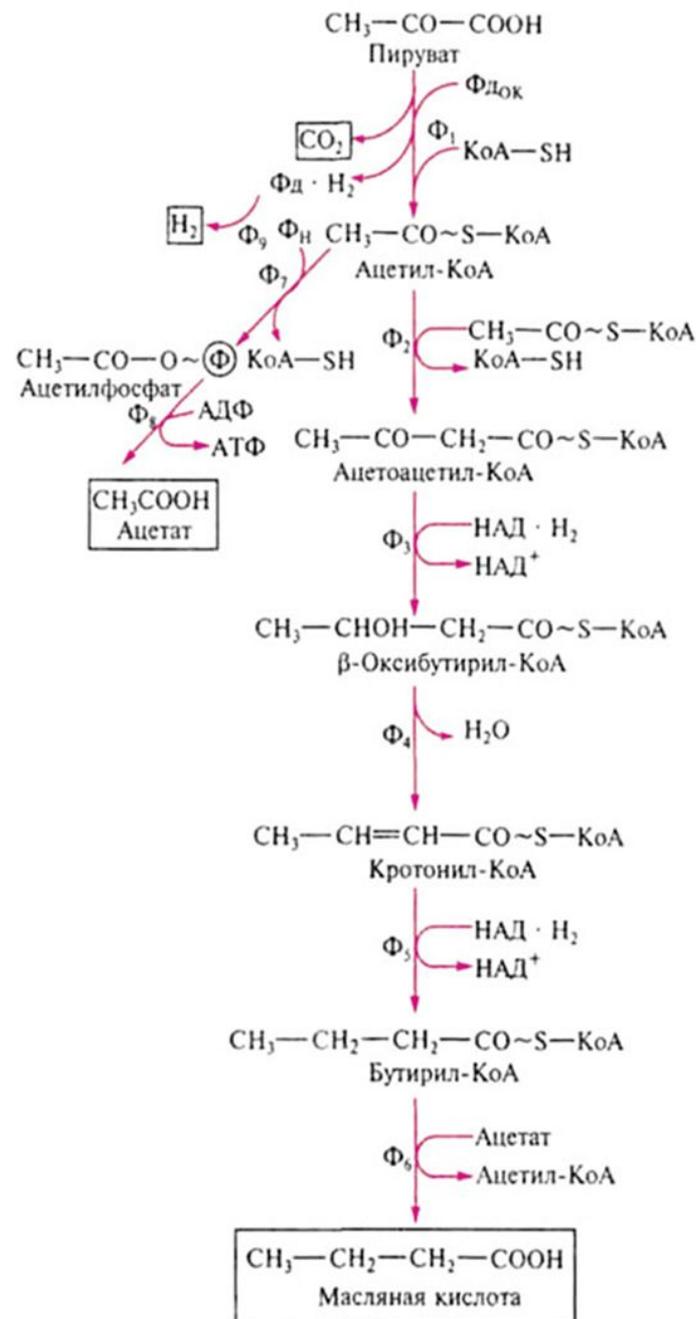
*C. botulinum* образует белковый токсин, обладающий нейротоксическим действием (вызывает нервно-паралитические явления). Смертельная доза для человека составляет около 1 мкг токсина.



Поражение двигательного аппарата животного, больного ботулизмом

# Процесс брожения у сахаролитических клостридиев

- Превращение глюкозы до **ПВК** осуществляется по гликолитическому пути.
- Затем **ПВК** разлагается до **ацетил-КоА** и **CO<sub>2</sub>** (окислительное декарбоксилирование идет с участием кофермента-А и ферредоксина окисленного) – это ключевая реакция этого вида брожения (*фермент - пируват: ферредоксин-оксидоредуктаза*).
- С ферредоксина (Фд·Н<sub>2</sub>) происходит выделение **Н<sub>2</sub>** при участии фермента *гидрогеназы*.
- Две молекулы ацетил-КоА конденсируются при помощи фермента *тиолазы*, образуется **ацетоацетил-КоА**.
- Затем происходит последовательное восстановление ацетоацетил-КоА до **масляной кислоты**.
- **АТФ** на этом этапе не образуется.
- Назначение этого пути – **утилизация восстановленного НАД·Н<sub>2</sub>**, образуемого в процессе гликолиза.



Ф1 — пируват:ферредоксиноксидоредуктаза; Ф2 — ацетил-КоА-трансфераза (тиолаза); Ф3 — (3-оксибутирил-КоА-дегидрогеназа; Ф4 — кротоназа; Ф5 — бутирил-КоА-дегидрогеназа; Ф6 — КоА-трансфераза; Ф7 — фосфотрансацетилаза; Ф8 — ацетаткиназа; Ф9 — гидрогеназа; Фдок — окисленный; Фд·Н<sub>2</sub> — восстановленный ферредоксин; ФН — неорганический

- **Энергетический выход брожения:** на 1 моль сброживаемой глюкозы – 3,3 моля АТФ (дополнительный источник АТФ - превращение **ацетил-КоА до уксусной кислоты**).
- **Продукты брожения:** масляная, молочная, уксусная кислоты,  $H_2$ ,  $CO_2$ , бутиловый, изопропиловый, этиловый спирты, ацетон.  
**Образование нейтральных продуктов:** механизм борьбы с нарастающей кислотностью.

## **Роль клостридий в природе**

- В анаэробных условиях (в илах, почвах) – участвуют в разложении:
  - ✓ целлюлозы, хитина;
  - ✓ белков (процессы гниения).

## **Практическое применение**

- Используют для получения масляной кислоты (для парфюмерной промышленности),
- для получения бутанола и ацетона.