

Μικροβιολογία-Ιολογία

Επίκουρος Καθηγητής Δ. Μόσιαλος

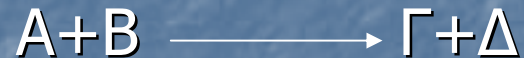
- Βιοενεργητική μικροβίων
- Βακτηριακή Γενετική
- Επισκόπηση Βακτηριοφάγων
- Προκαρυωτική ποικιλότητα (Βακτήρια)
- Προκαρυωτική ποικιλότητα (Αρχαία)

Βιοενεργητική μικροβίων

- Οι μικροοργανισμοί διακρίνονται σε διαφορετικές ομάδες ανάλογα με το πώς παράγουν την απαραίτητη ενέργεια για την επιβίωση τους
- Χημειοργανότροφοι: καταβολίζουν **οργανικές** ενώσεις παρουσία ή απουσία οξυγόνου
- Χημειολιθότροφοι: χρησιμοποιούν **ανόργανες** ενώσεις πχ υδρόθειο
- Φωτότροφοι: Χρησιμοποιούν την ηλιακή ενέργεια μέσω φωτοσύνθεσης (αλλά όχι πάντα)
- Όλοι οι μικροοργανισμοί χρειάζονται άνθρακα για τον αναβολισμό τους (σύνθεση βιομορίων, ριβοσωμάτων, μεμβρανών κτλ).
- Διακρίνονται σε ετερότροφους (πηγή άνθρακα οργανική ένωση) και αυτότροφους (πηγή άνθρακα CO₂)

Ελεύθερη ενέργεια-Υπολογισμός της μεταβολής της

- Ενέργεια: Ικανότητα εκτέλεσης έργου
- Ελεύθερη ενέργεια(G): **Διαθέσιμη** ενέργεια για την εκτέλεση **ωφέλιμου** έργου
- Μεταβολή ελεύθερης ενέργειας ($\Delta G^{0'}$):



$$\Delta G^{0'} = (G_{\Gamma} + G_{\Delta}) - (G_A + G_B)$$

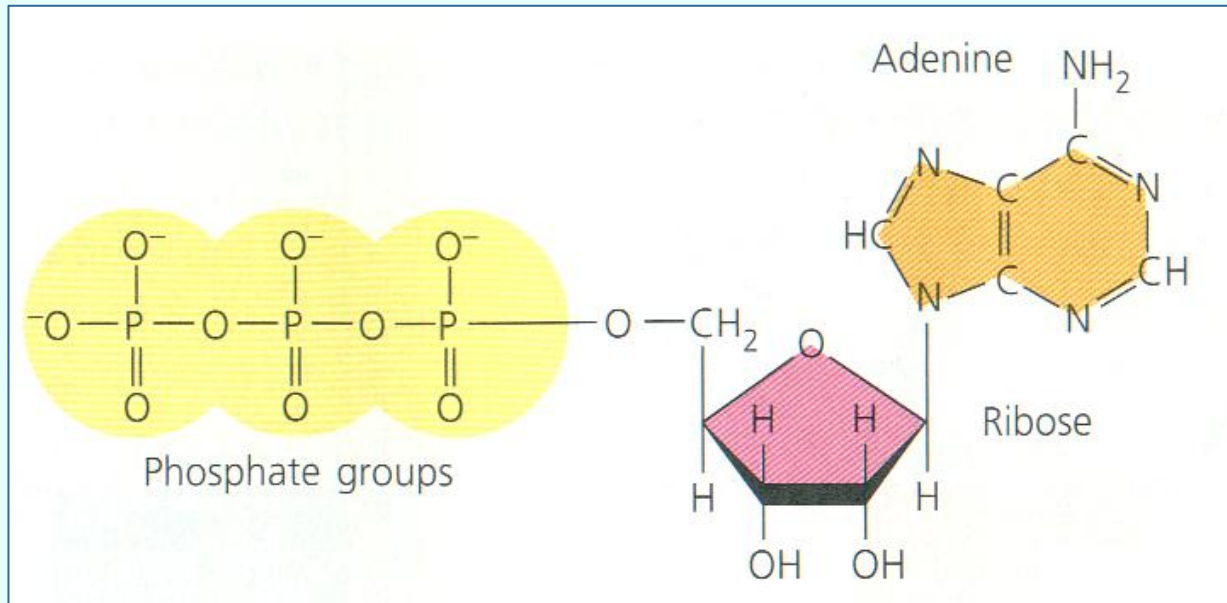
Αν η $\Delta G^{0'}$ είναι αρνητική η αντίδραση είναι **εξώεργη**, αν είναι θετική τότε **ενδόεργη**

Βιοενεργητική μικροβίων

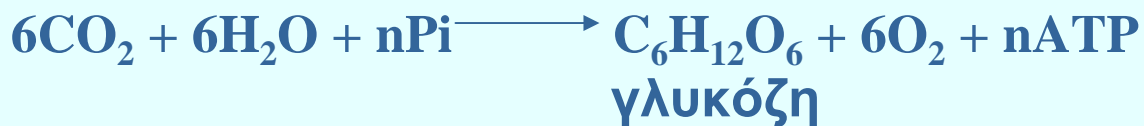
Ενώσεις υψηλής ενέργειας και αποθήκευση ενέργειας

- Η **ελεύθερη ενέργεια (G)** που παράγεται από μία **εξώεργη** χημική αντίδραση μέσα στο κύτταρο μπορεί να χρησιμοποιηθεί αμέσως ή να αποθηκευτεί. Η χημική ενέργεια δεσμεύεται συνήθως υπό μορφή **φωσφορικών δεσμών υψηλής ενέργειας** (πχ ATP). Οι ενώσεις που τους περιέχουν χρησιμοποιούνται στην συνέχεια ως ενεργειακές πηγές στον κυτταρικό μεταβολισμό.
- Εκτός από τις ενώσεις που περιέχουν φωσφορικούς δεσμούς υψηλής ενέργειας μέσα στο κύτταρο παράγονται και άλλες ενώσεις που μπορούν να αποθηκεύουν ενέργεια όπως τα παράγωγα του συνενζύμου A.
- Οι μικροοργανισμοί περιέχουν αδιάλυτα πολυμερή όπως άμυλο, γλυκογόνο και πολύ-β-υδροξυβουτυρικό ως **αποθήκες ενέργειας** τα οποία οξειδώνουν όταν χρειαστεί ενέργεια για να παράγουν ATP.

Τριφωσφορική αδενοσίνη (ATP): Το βιομόριο της ενέργειας



φωτεινή ενέργεια



φωτοσύνθεση

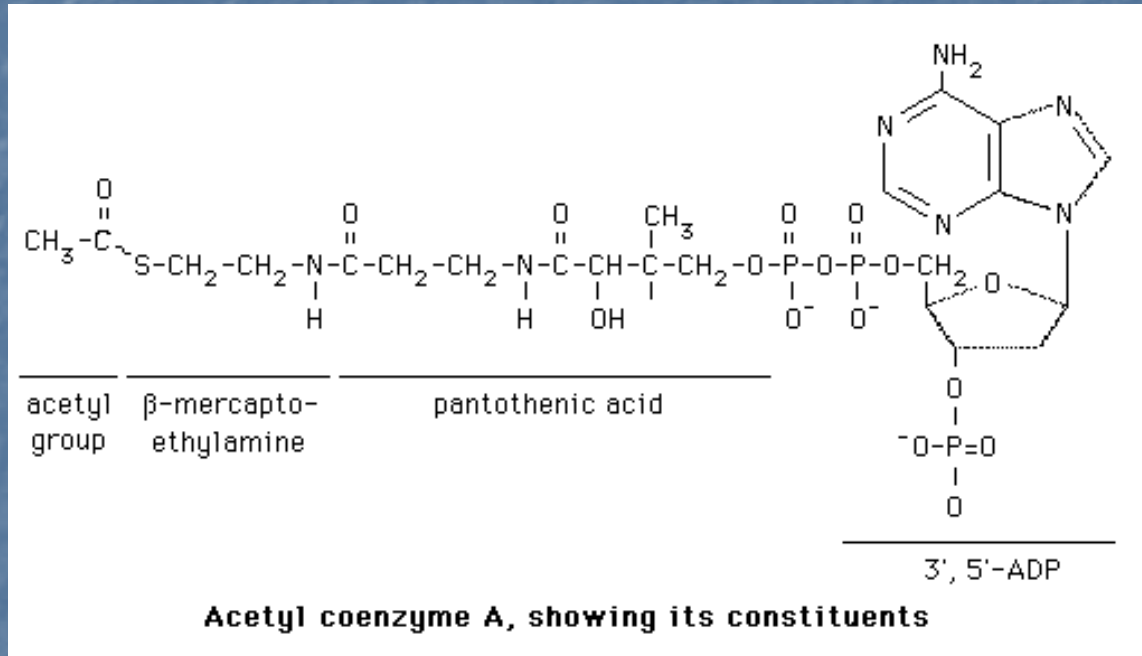


ζύμωση



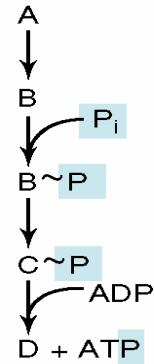
αναπνοή

Ακετυλο-συνένζυμο Α

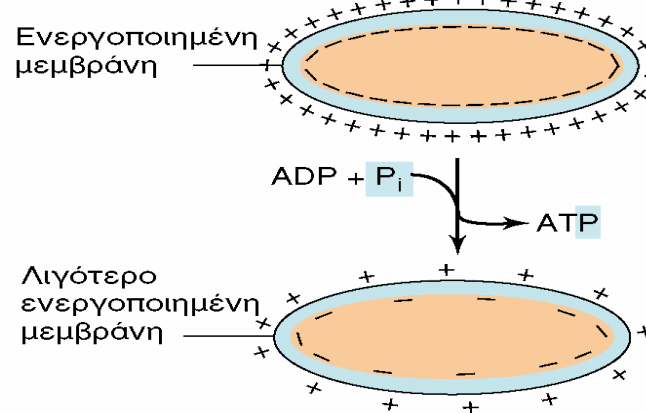


Ζύμωση και Αναπνοή

- Δύο καταβολικοί μηχανισμοί για την παραγωγή ενέργειας που παρατηρούνται στους χημειοοργανότροφους μικροοργανισμούς είναι η **ζύμωση** και η **αναπνοή**. Η πρώτη πραγματοποιείται κάτω από αναερόβιες συνθήκες ενώ η δεύτερη συνήθως κάτω από αερόβιες.
- Θεωρούνται και οι δύο ένα σύνολο **οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων** που διαφέρουν στο ότι τελικός δέκτης ηλεκτρονίων στην αναπνοή είναι συνήθως το οξυγόνο (εξωτερικός δέκτης) ενώ στην ζύμωση δέκτης ηλεκτρονίων είναι μια χημική ένωση που προέρχεται από το αρχικό υπόστρωμα.
- Στη ζύμωση το ATP παράγεται μέσω **φωσφορυλίωσης σε επίπεδο υποστρώματος** κατά την διάρκεια καταβολισμού μιας οργανικής ένωσης
- Στην αναπνοή το ATP παράγεται μέσω της **οξειδωτικής φωσφορυλίωσης** χρησιμοποιώντας την **πρωτονιεγερτική δύναμη**.
- Στους φωτότροφους οργανισμούς υπάρχει και η **φωτοφωσφορυλίωση** δηλαδή παραγωγή ATP τροφοδοτούμενη όχι από χημική ενέργεια αλλά από φωτεινή.



(α) Φωσφορυλίωση σε επίπεδο υποστρώματος

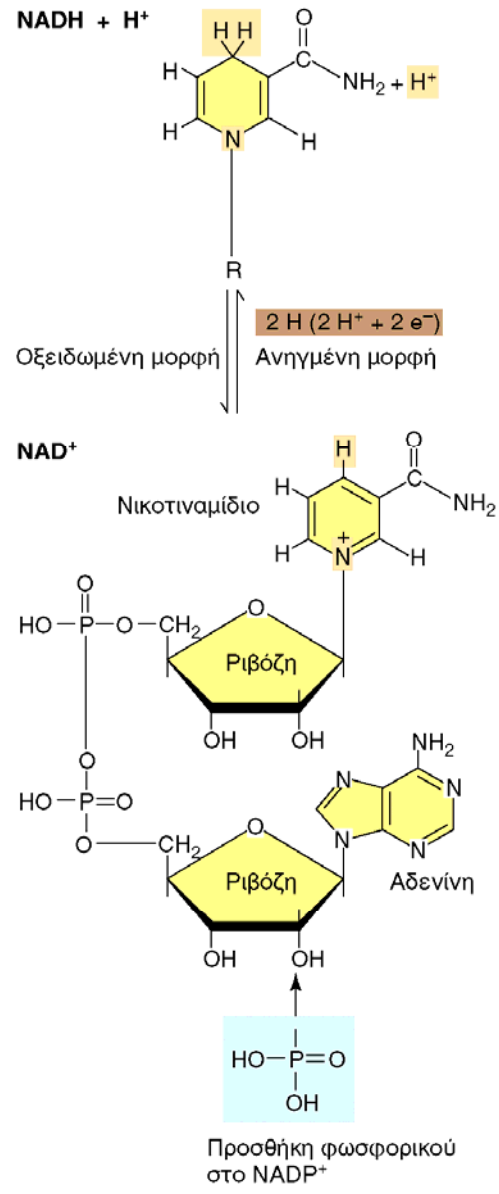


(β) Οξειδωτική φωσφορυλίωση

Εικόνα 5.13 Διατήρηση της ενέργειας στη ζύμωση και την αναπνοή. (α) Στη ζύμωση, η σύνθεση του ATP είναι αποτέλεσμα *φωσφορυλίωσης σε επίπεδο υποστρώματος*: μια φωσφορική ομάδα προστίθεται σε κάποιο ενδιάμεσο προϊόν της βιοχημικής οδού, στο πλαίσιο της οποίας μετατρέπεται σε φωσφορική ομάδα «υψηλής ενέργειας» και τελικά μεταφέρεται στο ADP για τον σχηματισμό ATP. (β) Στην αναπνοή, η κυτταροπλασματική μεμβράνη, που ενεργοποιείται από την πρωτονιεργετική δύναμη, δαπανά μέρος της ενέργειας αυτής για τον σχηματισμό του ATP από ADP και ανόργανο φωσφόρο (P_i) στο πλαίσιο μιας διαδικασίας που λέγεται *οξειδωτική φωσφορυλίωση*. Η σύζευξη πρωτονιεργετικής δύναμης και σύνθεσης του ATP καταλύεται από ένα σύμπλοκο ενζύμου-μεμβράνης που ονομάζεται συνθάση του ATP (ATPάση) (βλ. Τμήμα 5.12 και Εικόνα 5.21).

Το NAD ως οξειδοαναγωγικός φορέας ηλεκτρονίων




- Οι οξειδοαναγωγικές αντιδράσεις που πραγματοποιούνται μέσα στο κύτταρο δεν είναι παρά μεταφορά ηλεκτρονίων από μία ένωση σε μια άλλη. **Οξείδωση είναι η αποβολή ηλεκτρονίων και αναγωγή η πρόσληψη.** Πολλές φορές η μεταφορά ηλεκτρονίων γίνεται με την βοήθεια κάποιων ενδιάμεσων ενώσεων που ονομάζονται **φορείς.**
- Οι κυτταρικοί φορείς ηλεκτρονίων υποδιαιρούνται σε 2 κατηγορίες: εκείνους που διαχέονται ελεύθερα και άλλους που συνδέονται ισχυρά με ένζυμα της κυτταροπλασματικής μεμβράνης. Ελεύθερα διαχεόμενοι φορείς είναι το νικοτιναμιδο-αδένινο-δινουκλεοτίδιο (NAD^+) και το φωσφορικό νικοτιναμιδο-αδένινο-δινουκλεοτίδιο (NADP^+). Οι φορείς αυτοί μεταφέρουν ηλεκτρόνια και άτομα H_2 σε χημικές αντιδράσεις που ονομάζονται **αφυδρογονώσεις.** Βρίσκονται σε ζεύγη 2 μορφών την οξειδωμένη και την ανηγμένη: (NAD^+/NADH) και ($\text{NADP}^+/\text{NADPH}$) αντίστοιχα. Το πρώτο ζευγάρι συμμετέχει σε **καταβολικές** διεργασίες και το δεύτερο σε **αναβολικές.**

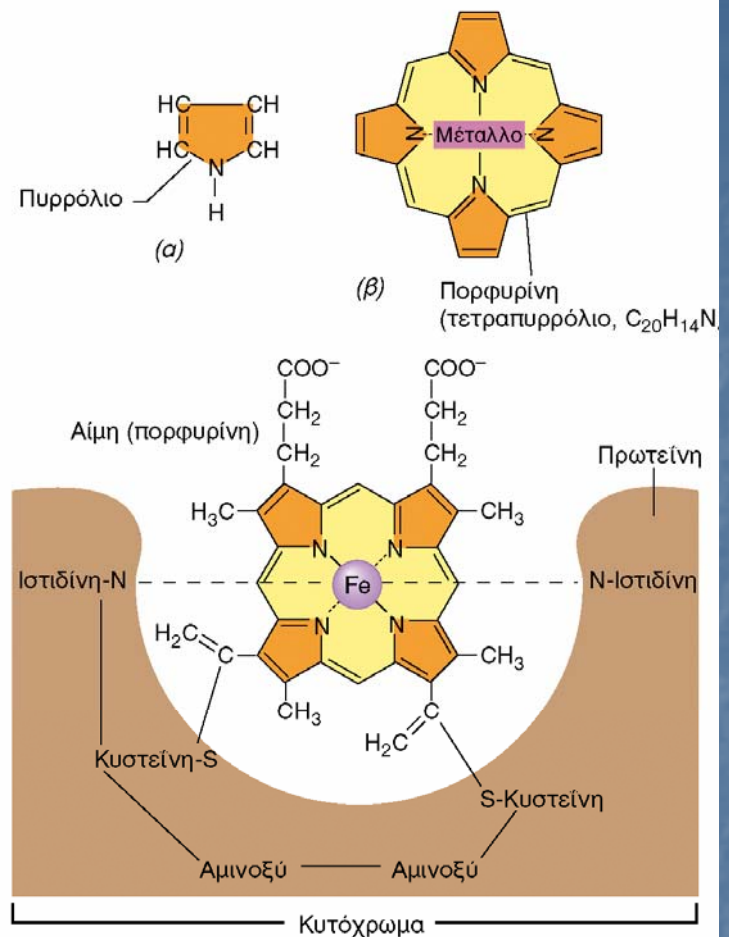


Εικόνα 5.10 Δομή του οξειδοαναγωγικού συνενζύμου νικοτιναμιδο-αδερίνο-δινουκλεοτιδίου (NAD⁺). Στο NADP⁺, όπως φαίνεται, υπάρχει μια φωσφορική ομάδα. Τόσο το NAD⁺ όσο και το NADP⁺ υφίστανται οξειδοαναγωγή, διαχέονται ελεύθερα, και είναι φορείς ατόμων υδρογόνου.

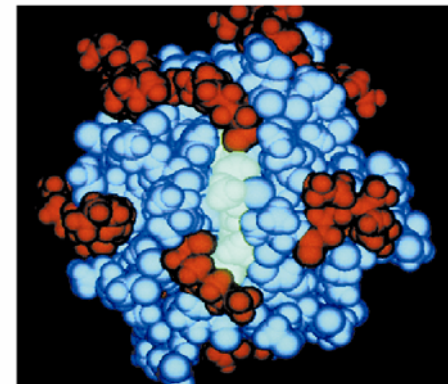
Αναπνοή: ροή ηλεκτρονίων που οδηγεί στην σύνθεση ATP

- Στην αναπνοή υπάρχει ροή ηλεκτρονίων κατά την διάρκεια του καταβολισμού μιας χημικής ένωσης στον τελικό δέκτη. Η ροή αυτή γίνεται μέσω **μεμβρανικών φορέων**.
- Οι φορείς αυτοί είναι: **αφυδρογονάσες NADH, φλαβοπρωτεΐνες, σιδηροθειούχες πρωτεΐνες, κυτοχρώματα, κινόνες**.
- Οι **αφυδρογονάσες NADH** βρίσκονται στην εσωτερική πλευρά της κυτταρικής μεμβράνης. Προσλαμβάνουν άτομα υδρογόνου από το **NADH** και τα μεταβιβάζουν στις **φλαβοπρωτεΐνες**
- Οι **φλαβοπρωτεΐνες** (FMN, FAD) περιέχουν ένα παράγωγο της ριβοφλαβίνης (B_2). Προσλαμβάνουν άτομα υδρογόνου και αποβάλλουν ηλεκτρόνια.
- Τα **κυτοχρώματα** περιέχουν σιδηροπορφυρινικούς δακτυλίους (αίμη) ως προσθετικούς παράγοντες. Οξειδώνονται ή ανάγονται αποβάλλοντας ή προσλαμβάνοντας μόνο **ένα ηλεκτρόνιο** από το άτομο σιδήρου της αίμης.

Εικόνα 5.16 Το κυτόχρωμα και η δομή του. (α) Δομή του πυρρολικού δακτυλίου. (β) Τέσσερις πυρρολικοί δακτύλιοι συμπικνώνονται και καταλήγουν στον σχηματισμό του δακτυλίου της πορφυρίνης. Στο σύστημα του πορφυρινικού δακτυλίου μπορούν να ενσωματωθούν διάφορα μέταλλα. Στις χρωστικές χλωροφύλλης, π.χ., το μέταλλο είναι Mg^{2+} ( Τμήμα 17.2 και Εικόνα 17.3)· στη βιταμίνη B_{12} είναι Co^{2+} ( Τμήμα 30.7 και Εικόνα 30.12)· και σε ορισμένα ιδιαίτερα πορφυρινικά συνένζυμα, το κεντρικό άτομο μετάλλου μπορεί να είναι Ni^{2+} ( Τμήμα 17.17 και Εικόνα 17.42). (γ) Σε κάποια κυτοχρώματα, όπως στο κυτόχρωμα c, ο πορφυρινικός δακτύλιος είναι ομοιοπολικά συνδεδεμένος με κυστεϊνικά κατάλοιπα των μορίων της πρωτεΐνης μέσω δισουλφιδικών γεφυρών. Προσέξτε τη θέση του σιδήρου στο κέντρο του δακτυλίου. (δ) Μοντέλο του κυτοχρώματος c κατασκευασμένο με ηλεκτρονικό υπολογιστή. Η πρωτεΐνη περιβάλλει πλήρως τον πορφυρινικό δακτύλιο στο κέντρο (γαλάζιο χρώμα). Τα κυτοχρώματα μεταφέρουν μόνο ηλεκτρόνια, όχι ολόκληρα άτομα υδρογόνου· η οξειδοαναγωγή λαμβάνει χώρα στο άτομο του σιδήρου, το οποίο μπορεί να μεταπίπτει από τη μία οξειδωτική κατάσταση (Fe^{2+}) στην άλλη (Fe^{3+}).



(γ)



(δ)

Αναπνοή: ροή ηλεκτρονίων που οδηγεί στην σύνθεση ATP (συνέχεια)

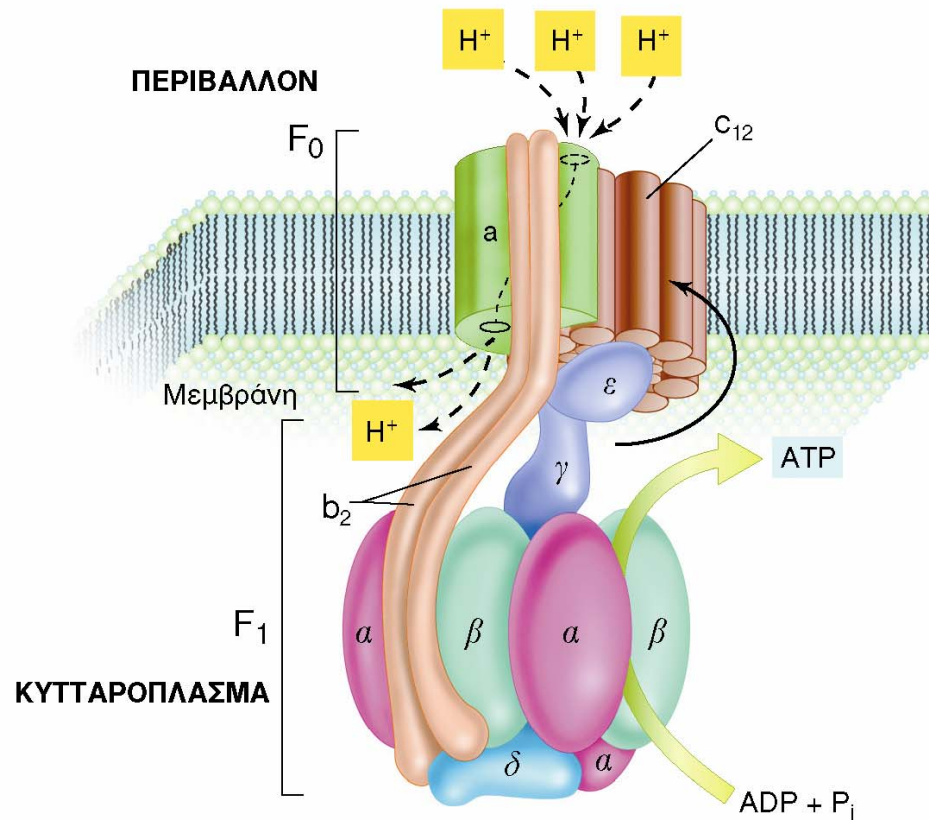
- Στις **σιδηροθειούχες πρωτεΐνες** (δεν περιέχουν αίμη) τα άτομα σιδήρου είναι συνδεδεμένα με ελεύθερο θείο και με το πρωτεϊνικό τμήμα μέσω ατόμων θείου κυστεΐνης. Όπως και τα κυτοχρώματα, μεταφέρουν μόνο ηλεκτρόνια.
- Οι **κινόνες** είναι λιποδιαλυτά **μη πρωτεϊνικά** μόρια που συμμετέχουν στην μεταφορά ηλεκτρονίων. Οι κινόνες όπως και οι φλαβοπρωτεΐνες λειτουργούν ως δέκτες ατόμων υδρογόνου και δότες ηλεκτρονίων. Ορισμένες βακτηριακές κινόνες σχετίζονται με την βιταμίνη K των ανώτερων ζώων.

Πρωτονιεγερτική δύναμη: Χημειώσμωση

- Οι μεταφορείς ηλεκτρονίων που μελετήσαμε πριν έχουν τέτοιο προσανατολισμό στην μεμβράνη ώστε κατά την διαδικασία μεταφοράς γίνεται **διαχωρισμός** των πρωτονίων (H^+) από τα ηλεκτρόνια (πηγή τους είναι άτομα υδρογόνου). Τα ηλεκτρόνια συνεχίζουν να μεταφέρονται από φορέα σε φορέα ενώ τα πρωτόνια ωθούνται στο εξωτερικό του κυττάρου.
- Τα ηλεκτρόνια μεταφέρονται στο τέλος της αλυσίδας μεταφοράς σε ένα δέκτη τον οποίο ανάγουν. Όταν δέκτης είναι το οξυγόνο ανάγεται σε νερό, στην ουσία όμως προϊόν της αναγωγής αυτής δεν είναι νερό αλλά τα προϊόντα διάσπασης του (H^+ και OH^-) τα οποία συσσωρεύονται στις αντίθετες πλευρές της μεμβράνης Αυτό οδηγεί στην δημιουργία διαβάθμισης του pH και ενός ηλεκτροχημικού δυναμικού (όπως ακριβώς σε μια μπαταρία). Η μεμβράνη εμφανίζει αυξημένη ενέργεια μέρος της οποίας μπορεί να αποθηκευτεί ή να χρησιμοποιηθεί. Η ενεργοποιημένη κατάσταση μιας μπαταρίας εκφράζεται ως ηλεκτρεγερτική δύναμη. Με ανάλογο τρόπο η κατάσταση αυξημένης ενέργειας της μεμβράνης εκφράζεται ως **πρωτονιεγερτική δύναμη**
- Η ιδέα ότι η διαβάθμιση H^+ είναι υπεύθυνη για την σύνθεση ATP προτάθηκε με την ονομασία χημειωσμωτική θεωρία το 1961 από τον Mitchell.

Πρωτονιεγερτική δύναμη και σχηματισμός ATP

- Καταλύτης για την μετατροπή της πρωτονιεγερτικής δύναμης σε ATP είναι ένα μεγάλο ενζυμικό σύμπλοκο της μεμβράνης η **συνθάση του ATP ή ATPάση**.
- Αποτελείται από δύο κύρια τμήματα, μια μεγάλη κεφαλή με πολλές υπομονάδες που ονομάζεται F_1 και βρίσκεται στην κυτταροπλασματική πλευρά της μεμβράνης και ένα **διάυλο πρωτονίων** που ονομάζεται F_0 που διαπερνά όλη την μεμβράνη.
- Το σύμπλοκο F_1 / F_0 καταλύει μια αντιστρεπτή αντίδραση: $ADP + P_i \leftrightarrow ATP$
- Η ροή πρωτονίων μέσω του F_0 προκαλεί περιστροφή ενός πρωτεϊνικού δακτυλίου και δημιουργείται ροπή που μεταβιβάζεται στο τμήμα F_1
- Αποτέλεσμα της μεταβίβασης ροπής είναι η αλλαγή της **στερεοδιάταξης των υπομονάδων β** της κεφαλής που καταλύουν τον σχηματισμό του ATP
- Η αντιστροφή διαδικασία, δηλ διάσπαση ATP επιτρέπει την μεταφορά πρωτονίων από το εσωτερικό του κύτταρου και την δημιουργία πρωτονιεγερτικής δύναμης. Έτσι εξηγείται γιατί κάποιοι μικροοργανισμοί ενώ δεν χρησιμοποιούν οξειδωτική φωσφορυλίωση διαθέτουν ATPάση.



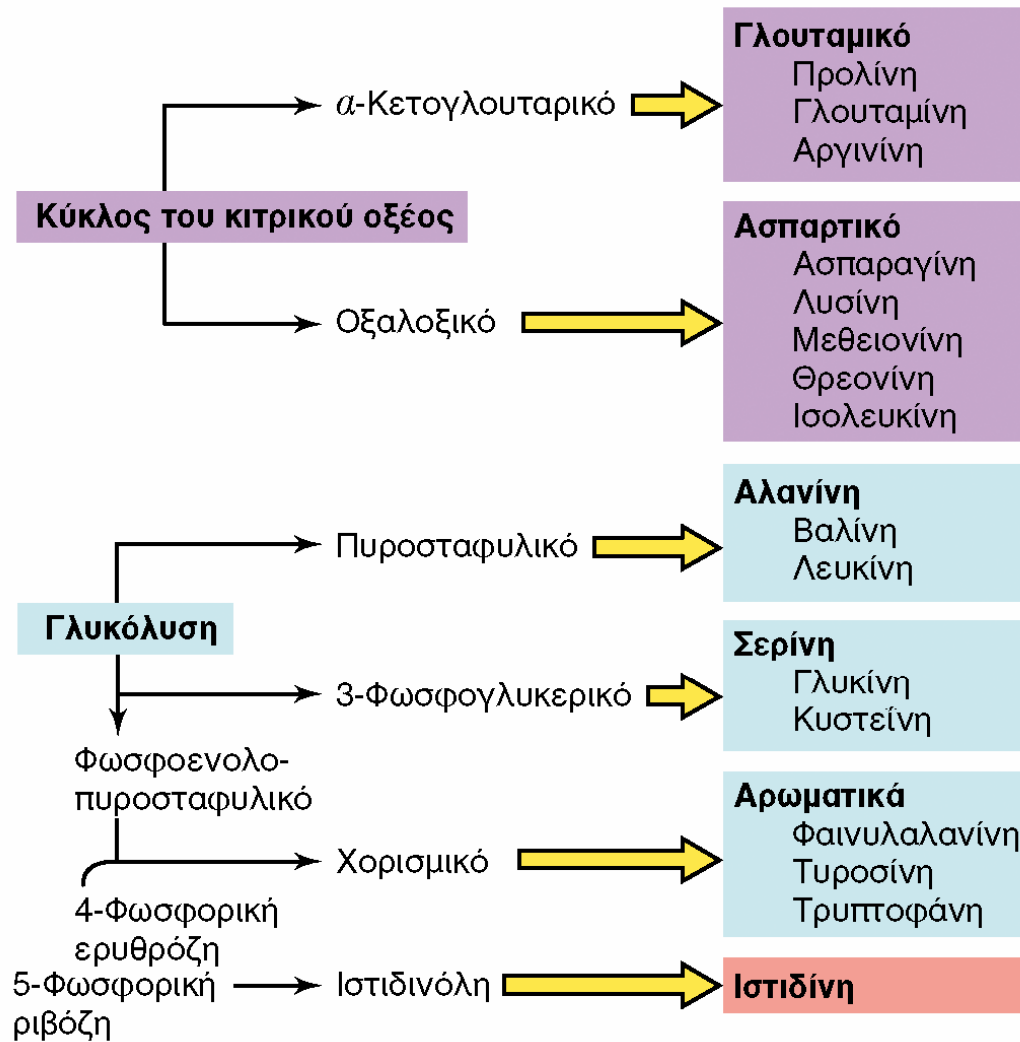
Εικόνα 5.21 Δομή και λειτουργία της F_1/F_0 συνθάσης του ATP-ATPάσης. Το τμήμα F_1 αποτελείται από πέντε διαφορετικά πολυπεπίδια που απαντούν ως ένα σύμπλοκο $a_3\beta_3\gamma\epsilon\delta$. Το F_1 είναι ένα καταλυτικό σύμπλοκο υπεύθυνο για την αλληλομετατροπή του $ADP + P_i$ και του ATP. Το τμήμα F_0 είναι ενσωματωμένο στη μεμβράνη και αποτελείται από τρία πολυπεπίδια σε ένα σύμπλοκο ab_2c_{12} . Η υπομονάδα a είναι υπεύθυνη για τη διοχέτευση των πρωτονίων μέσω της μεμβράνης, ενώ η υπομονάδα b_2 προεξέχει από τη μεμβράνη και σχηματίζει, μαζί με την υπομονάδα δ , τον στάτορα. Καθώς τα πρωτόνια εισέρχονται, η κατανάλωση της πρωτονιογενετικής δύναμης ωθεί τη σύνθεση ATP. Επιπρόσθετα, η λειτουργία της F_1/F_0 είναι αντιστρέψιμη και το ένζυμο μπορεί να λειτουργήσει και σαν ATPάση· δηλαδή, υδρολύοντας ATP δημιουργεί πρωτονιογενετική δύναμη.

Βιοσύνθεση βασικών μονομερών:σάκχαρα

- Η βιοσύνθεση των βασικών μονομερών (δομικές μονάδες των μακρομορίων) είναι μια **αναβολική** διαδικασία και απαιτεί ενέργεια που προέρχεται είτε από το ATP ή την πρωτονιεργετική δύναμη.
- Τα σάκχαρα είναι μονομερή των πολυσακχαριτών που αποτελούν δομικό συστατικό των βακτηρίων (κυτταρικό τοίχωμα) ή αποθήκες ενέργειας (γλυκογόνο, άμυλο).
- Στο κύτταρο βρίσκονται σάκχαρα έξι ή πέντε ατόμων άνθρακα (εξόζες, πεντόζες).Η γλυκόζη είναι χαρακτηριστική εξόζη ενώ η ριβόζη και δεοξυριβόζη πεντόζες.
- Στους προκαρυωτικούς οργανισμούς οι πολυσακχαρίτες συντίθενται από 2 ενεργοποιημένες μορφές της γλυκόζης την ουριδινοδιφωσφορική (UDPG) και την αδενοσινοδιφωσφορική (ADPG) γλυκόζη. Το ADPG είναι το πρόδρομο μόριο του γλυκογόνου και το UDPG είναι το πρόδρομο μόριο πεπτιδογλύκανης και λιποπολυσακχαριτών.
- Πολλές φορές η γλυκόζη είναι άμεσα διαθέσιμη για το κύτταρο αλλά όχι πάντοτε. Σε αυτές τις περιπτώσεις η γλυκόζη συντίθεται de novo μέσω της **γλυκογονογενέσεως** έχοντας ως αρχικό υλικό την **φωσφοενολπυροσταφυλική ρίζα**. Οι πεντόζες σχηματίζονται από εξόζες με αφαίρεση ενός ατόμου C. Πρώτα σχηματίζεται ριβόζη η οποία μετατρέπεται σε δεοξυριβόζη (**ριβονουκλεοτιδική αναγωγή**)

Βιοσύνθεση βασικών μονομερών: αμινοξέα

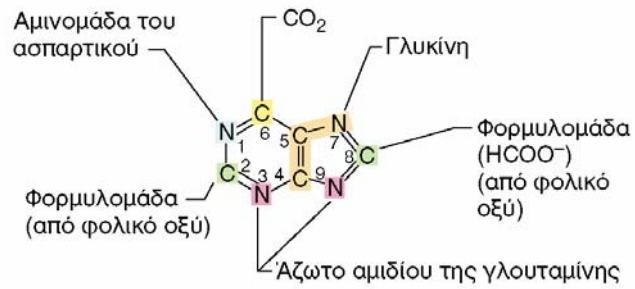
- Οι μικροοργανισμοί που δεν προσλαμβάνουν κάποια αμινοξέα από το περιβάλλον τους, τα συνθέτουν από μόνοι τους. Οι ανθρακικοί σκελετοί των αμινοξέων προέρχονται σχεδόν πάντα από ενδιάμεσες ενώσεις της **γλυκόλυσης** ή του **κύκλου Krebs**.
- Η αμινομάδα των αμινοξέων προέρχεται από ανόργανες ενώσεις του περιβάλλοντος (αμμωνία) ή απευθείας από άζωτο της ατμόσφαιρας. Η αμμωνία αρχικά ενσωματώνεται στο α-κετογλουταρικό μέσω της **γλουταμικής αφυδρογονάσης** για να δώσει γλουταμικό και στη συνέχεια το γλουταμικό μετατρέπεται σε γλουταμίνη μέσω της **γλουταμινικής συνθετάσης**.
- Άλλα ένζυμα όπως οι **τρανσαμινάσες** και **αμινοτρανσφεράσες** είναι υπεύθυνα για την μεταφορά αμινομάδας μεταξύ ποικίλων ανθρακικών σκελετών από τους οποίους ξεκινούν οι βιοσυνθετικές αντιδράσεις όλων των αμινοξέων που χρειάζονται για την σύνθεση πρωτεϊνών.



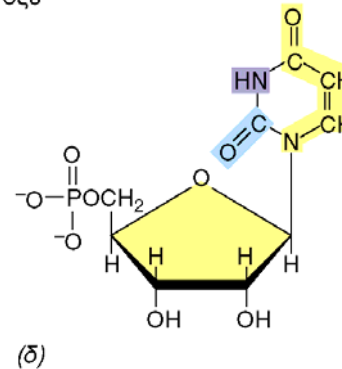
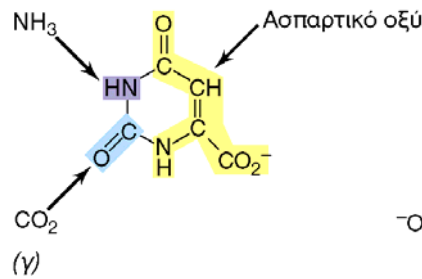
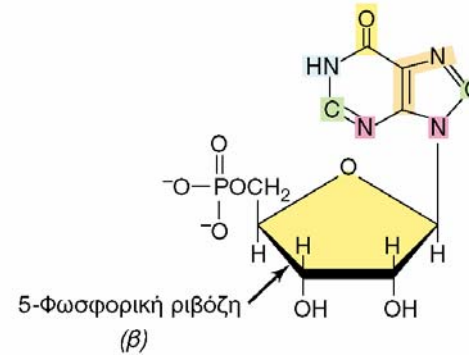
Εικόνα 5.26 Οικογένειες αμινοξέων. Παρατηρήστε πώς οι σκελετοί άνθρακα των περισσότερων αμινοξέων προέρχονται είτε από τον κύκλο του κιτρικού οξέος είτε από τη γλυκόλυση. Η σύνθεση των διαφόρων αμινοξέων σε μια οικογένεια συχνά προϋποθέτει μια σειρά από διαφορετικά στάδια, που ξεκινούν από το πρόδρομο αμινοξύ (απεικονίζεται με έντονα στοιχεία) και καταλύονται από ένζυμα.

Βιοσύνθεση βασικών μονομερών: νουκλεοτίδια

- Η βιοσύνθεση των νουκλεοτιδίων (πουρίνες, πυριμιδίνες) είναι πολύπλοκη. Οι πουρίνες σχηματίζονται κυριολεκτικά άτομο προς άτομο από διάφορες πηγές αζώτου και άνθρακα (πχ ασπαρτικό, φολικό οξύ), συμπεριλαμβανομένου και CO₂. Πρόδρομη ένωση όλων των πουρινών είναι το **ινοσινικό οξύ**
- Οι πυριμιδίνες σχηματίζονται επίσης από διάφορες πηγές και πρόδρομη ένωση όλων είναι το **ουριδιλικό οξύ**.
- Όταν οι πουρίνες και οι πυριμιδίνες συντεθούν στην τριφωσφορική τους μορφή ενσωματώνονται στο DNA ή στο RNA
- Οι **σουλφοναμίδες** είναι αντιβιοτικά που παρεμποδίζουν την σύνθεση των πουρινών από φολικό οξύ.



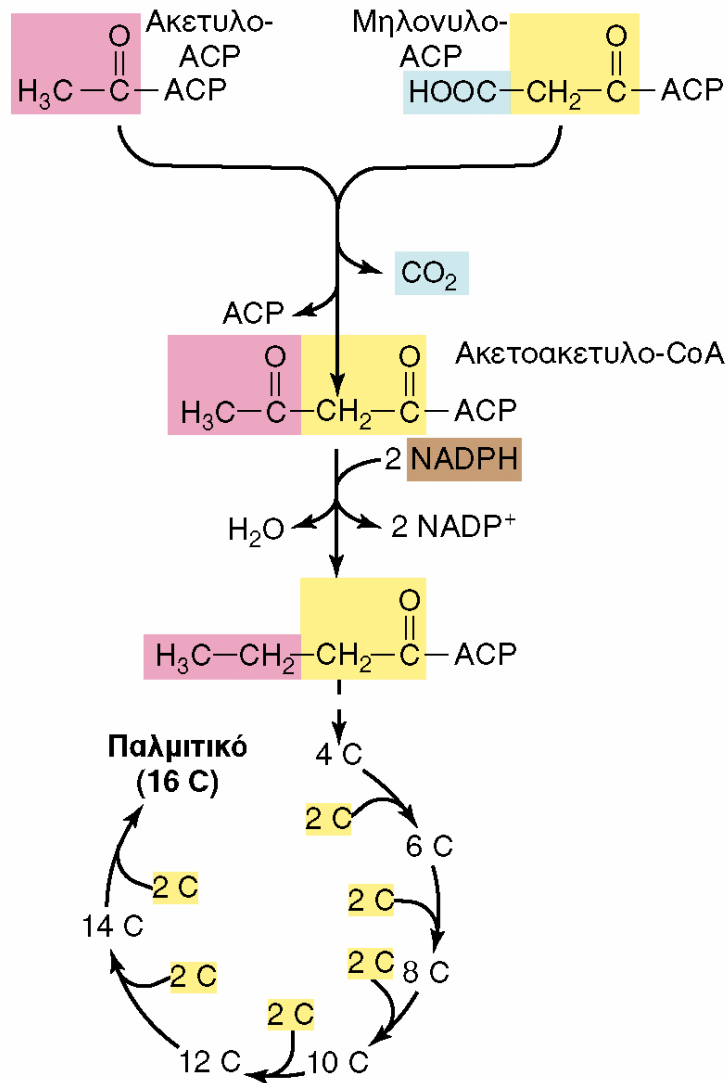
(α)



Εικόνα 5.28 Η βιοσύνθεση της πουρίνης και της πυριμιδίνης. (α) Τα πρόδρομα μόρια του πουρινικού σκελετού. (β) Το ινοσινικό οξύ, πρόδρομο μόριο όλων των νουκλεοτιδίων της πουρίνης. (γ) Το πρόδρομο μόριο του πυριμιδινικού σκελετού, το οροτικό οξύ. (δ) Ουριδυλικό, το πρόδρομο μόριο όλων των νουκλεοτιδίων της πυριμιδίνης. Το ουριδυλικό σχηματίζεται από την αποκαρβοξυλίωση της οροτικής ομάδας και την προσθήκη 5-φωσφορικής ριβόζης.

Βιοσύνθεση βασικών μονομερών: λιπαρά οξέα

- Τα λιπαρά οξέα είναι απαραίτητα για την βιοσύνθεση των λιπιδίων τόσο στους προκαρυωτικούς όσο και στους ευκαρυωτικούς οργανισμούς. Συντίθενται κάθε φορά ανά 2 άτομα άνθρακα με την βοήθεια μιας πρωτεΐνης που ονομάζεται **ακυλοφόρος (ACP)**.
- Η ACP «χτίζει» το λιπαρό οξύ και το συγκρατεί μέχρι να φθάσει το απαιτούμενο μήκος οπότε και το απελευθερώνει. Ενδιαφέρον παρουσιάζει το γεγονός ότι αν και η αλυσίδα του λιπαρού οξέος σχηματίζεται ανά δύο άτομα άνθρακα, αυτά προέρχονται από ένωση 3 ατόμων άνθρακα, το μηλονικό οξύ που συνδέεται με την ACP για τον σχηματισμό **μηλονυλο-ACP**.
- Σε κάθε βήμα της σύνθεσης τους αποβάλλεται CO_2
- Στα βακτήρια για την σύνθεση λιπαρών οξέων απαραίτητη είναι η **βιοτίνη**
- Η τελική σύνθεση των λιπιδίων είναι μια αντίδραση εστεροποίησης μεταξύ των λιπαρών οξέων και της γλυκερόλης. Στα σύνθετα λιπίδια κάποιος άνθρακας της γλυκερόλης περιέχει φωσφορική ομάδα, αιθανολαμίνη, σάκχαρο ή άλλες ομάδες.
- Η σύσταση των λιπιδίων στα βακτήρια χρησιμοποιείται συχνά ως **ταξινομικό κριτήριο**



Εικόνα 5.29 Η βιοσύνθεση των λιπαρών οξέων. Παρατίθεται η βιοσύνθεση του παλμιτικού (🔗 Εικόνα 3.7), ενός λιπαρού οξέος με 16 άτομα C. Η συμπύκνωση ακετυλο-ACP και μηλονυλο-ACP σχηματίζει ακετοακετυλο-CoA. Κάθε διαδοχική προσθήκη ομάδας ακετυλίου προέρχεται από το μηλονυλο-CoA.