

Экологическая микробиология

**Геохимическая
деятельность
микроорганизмов**

Концепция микробной доминанты

- Микроорганизмы обитают во всех природных средах и являются обязательным компонентом любой экологической системы и биосферы в целом
- Согласно концепции **микробной доминанты** бактерии сыграли решающую роль в возникновении и развитии биосферы Земли
- Согласно концепции **микробной доминанты** , возникновение почвы, кислородсодержащей атмосферы, биогеохимических циклов является результатом деятельности микроорганизмов
- В современную эпоху существования Земли, несмотря на высокую плотность заселения многочисленными видами растений и животных, существование и развитие биосферы по-прежнему определяется главным образом микроорганизмами

Концепция микробной доминанты

- Современное химическое состояние элементов на поверхности Земли в значительной степени является следствием химической активности живых организмов и прежде всего микроорганизмов
- Предполагают, что до появления жизни на Земле атмосферные газы находились в сильно восстановленном состоянии: азот - в форме аммиака, кислород – в виде паров воды, а углерод – в виде метана
- В настоящее время они существуют в окисленной форме: азот и кислород - в виде простых газов (N_2 и O_2), а углерод – в виде двуокиси углерода

Концепция микробной доминанты

- Считают, что прокариоты безраздельно господствовали на Земле, по крайней мере, 2,7 млрд. лет, то есть более половины периода существования жизни на Земле, в биосфере существовали только бактерии
- Они обеспечивали непрерывность и устойчивость первичной биосферы.
- Примитивные бактериоценозы уже тогда последовательно осуществляли все необходимые звенья первичного круговорота веществ
- Микроорганизмы сыграли важнейшую роль в построении земной коры

Концепция микробной доминанты

- Месторождения многих полезных ископаемых, разрабатываемые в настоящее время, своим возникновением полностью или частично обязаны деятельности микроорганизмов
- Так отложения железа, карбоната кальция, серы, образование каменного угля, нефти, природного газа, бокситов во многом обусловлены биохимическими процессами, которые происходили с участием микроорганизмов
- Такие определяющие для живых организмов события, как формирование океанических вод, появление в атмосфере кислорода и удаление из нее ядовитых газов также произошло во многом благодаря жизнедеятельности первичных примитивных микроорганизмов

Участие микроорганизмов в круговороте веществ в природе

- Во время безраздельного господствования бактерий на Земле, примитивные бактериоценозы осуществляли все звенья первичного круговорота веществ
- Огромную роль в круговороте веществ в природе бактерии и другие микроорганизмы играют и сейчас
- В природе происходит постоянный круговорот разнообразных элементов, в котором участвуют как растения и животные, так и микроорганизмы
- Все основные элементы необходимые для жизни (углерод, кислород, азот, сера и фосфор) подвергаются циклическим превращениям
- Эти циклы действуют как в планетарном масштабе, так и в конкретных ландшафтах-экосистемах
- Биогеохимические циклы взаимосвязаны друг с другом

Сопряжение биогеохимических ЦИКЛОВ

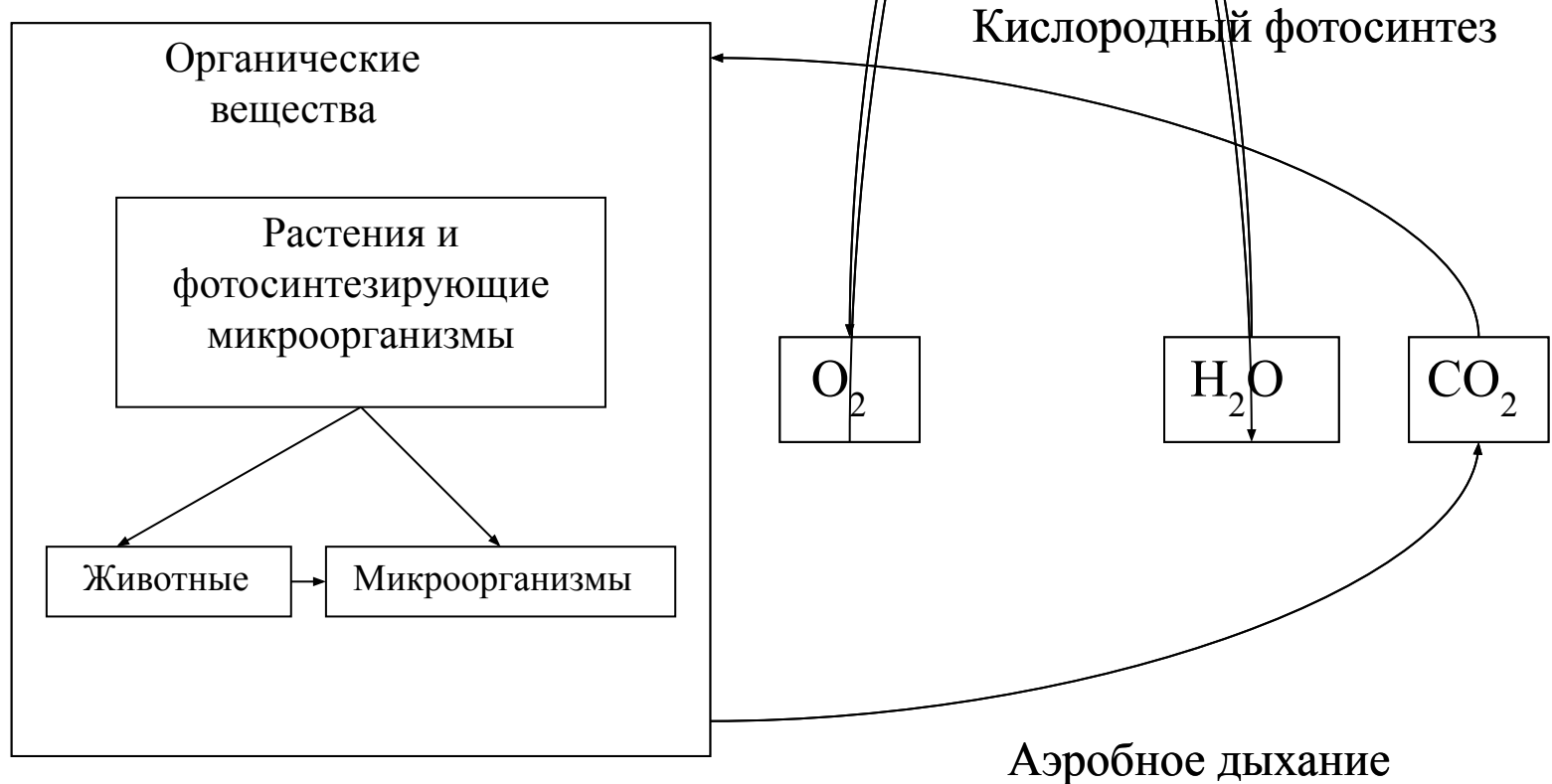


Рис. 3. Сопряжение биогеохимических циклов с циклом органического углерода (по Заварзину, 2001). Цифры означают молярное соотношение. Блоки соответствуют возникающим резервуарам.

Участие микроорганизмов в круговороте углерода и кислорода

- Центральное место в системе биогеохимических циклов занимает цикл углерода и сопряженный с ним цикл кислорода
- Циклические превращения углерода и кислорода осуществляются главным образом в результате двух процессов:
 - кислородного фотосинтеза
 - аэробного дыхания

Биологический круговорот углерода и кислорода



Участие микроорганизмов в круговороте углерода и кислорода

- В результате **кислородного фотосинтеза** происходит фиксация углекислого газа, и при этом углерод из окисленной формы переходит в восстановленную, в которой он находится в органических соединениях
- При этом восстановленная форма кислорода (H_2O) окисляется до молекулярного кислорода (O_2)
- При **аэробном дыхании** в результате диссимиляционных процессов происходит минерализация органических веществ, при этом поглощается кислород и выделяется углекислый газ
- При этом происходит окисление органических веществ до углекислого газа и регенерация восстановленной формы кислорода (H_2O)

Участие микроорганизмов в круговороте углерода и кислорода

- $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow [\text{CH}_2\text{O}] + \text{O}_2$ (кислородные фотоавтотрофы)
- $[\text{CH}_2\text{O}] + \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ (аэробные хемогетеротрофы)

Роль микроорганизмов в глобальном фотосинтезе

- Водоросли и цианобактерии вносят лишь небольшой вклад в фотосинтез на суше, однако в океанах микроскопические фотосинтезирующие организмы играют важную роль в фотосинтезе

Минерализация органического вещества в аэробных условиях

- Основная роль сапрофитных микроорганизмов заключается в том, что они обеспечивают минерализацию мертвых остатков, т. е. перевод углерода органических веществ в углекислый газ, пополняя его запасы в воздухе
- Подсчитано, что весь углекислый газ атмосферы в случае отсутствия его пополнения был бы полностью исчерпан при современной скорости фотосинтеза менее чем за 20 лет
- Основную массу органического вещества окисляют бактерии и грибы
- Таким образом, циклические превращения углерода и кислорода облигатно связаны между собой посредством кислородного фотосинтеза, с одной стороны, и аэробного дыхания - с другой

Образование метана в анаэробных условиях

- Минерализация органических остатков до углекислого газа и воды происходит в аэробных условиях, тогда как в анаэробных условиях природные биополимеры могут частично трансформироваться в восстановленные соединения углерода или разлагаться до углекислого газа и **метана**
- **Метанообразование и метанопотребление** играют важную роль в круговороте углерода
- В анаэробных условиях метан образуется бактериями **метаногенами**
- Количество метана образуемого метаногенами достигает 1 млрд. тонн в год

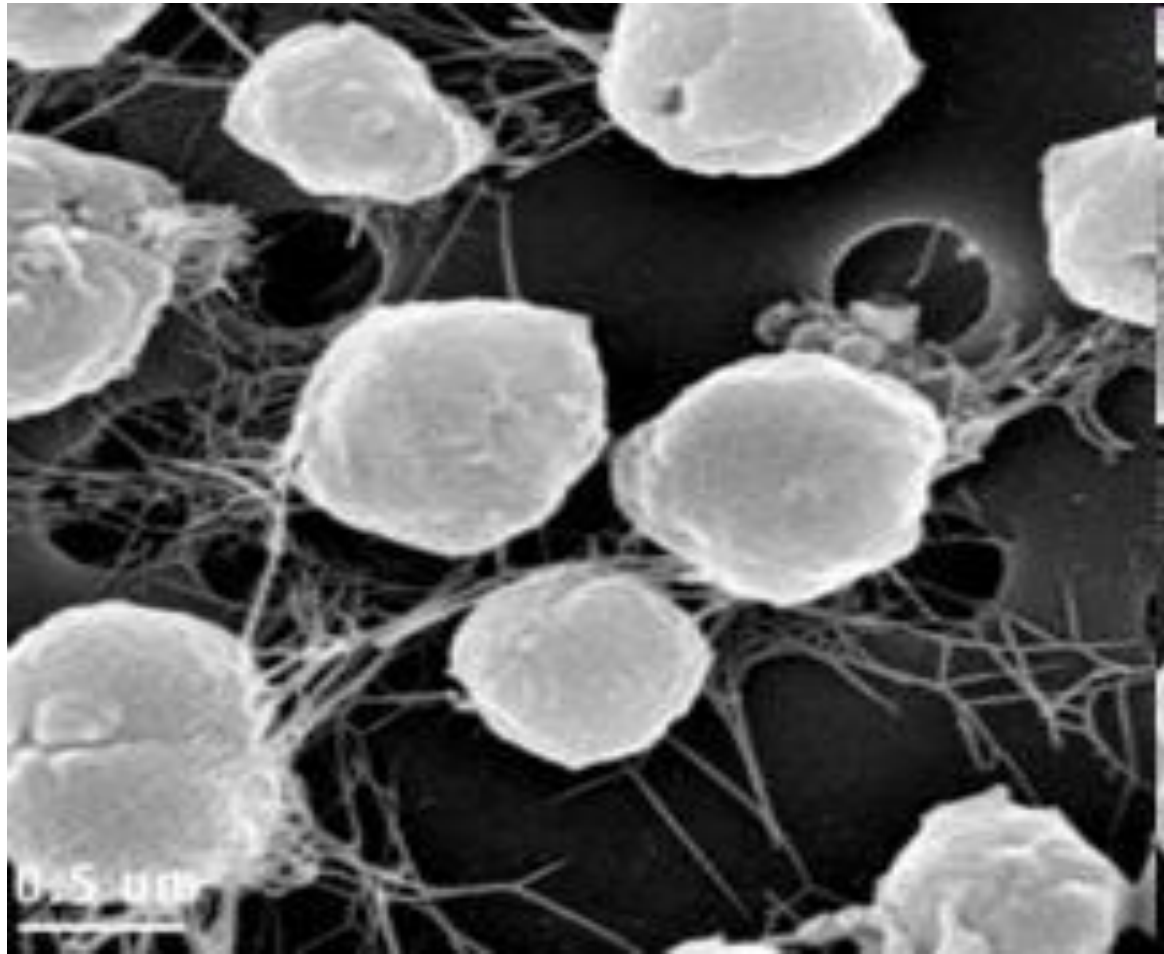
Метанобразующие бактерии

- Метанобразующие бактерии (метаногены) — это группа морфологически разнообразных бактерий, которых объединяют **два общих признака** - все они являются **облигатными анаэробами** и все они **способны образовывать метан**
- Образование метана является важным экологическим процессом, который происходит в болотах, торфяниках, иловых отложениях озер, метантенках, рубце жвачных животных и даже в кишечном тракте человека
- Процесс метанообразования происходит там, где возникают **анаэробные условия**, и где в первичных процессах анаэробных превращений органических веществ **образуется водород или ацетат**

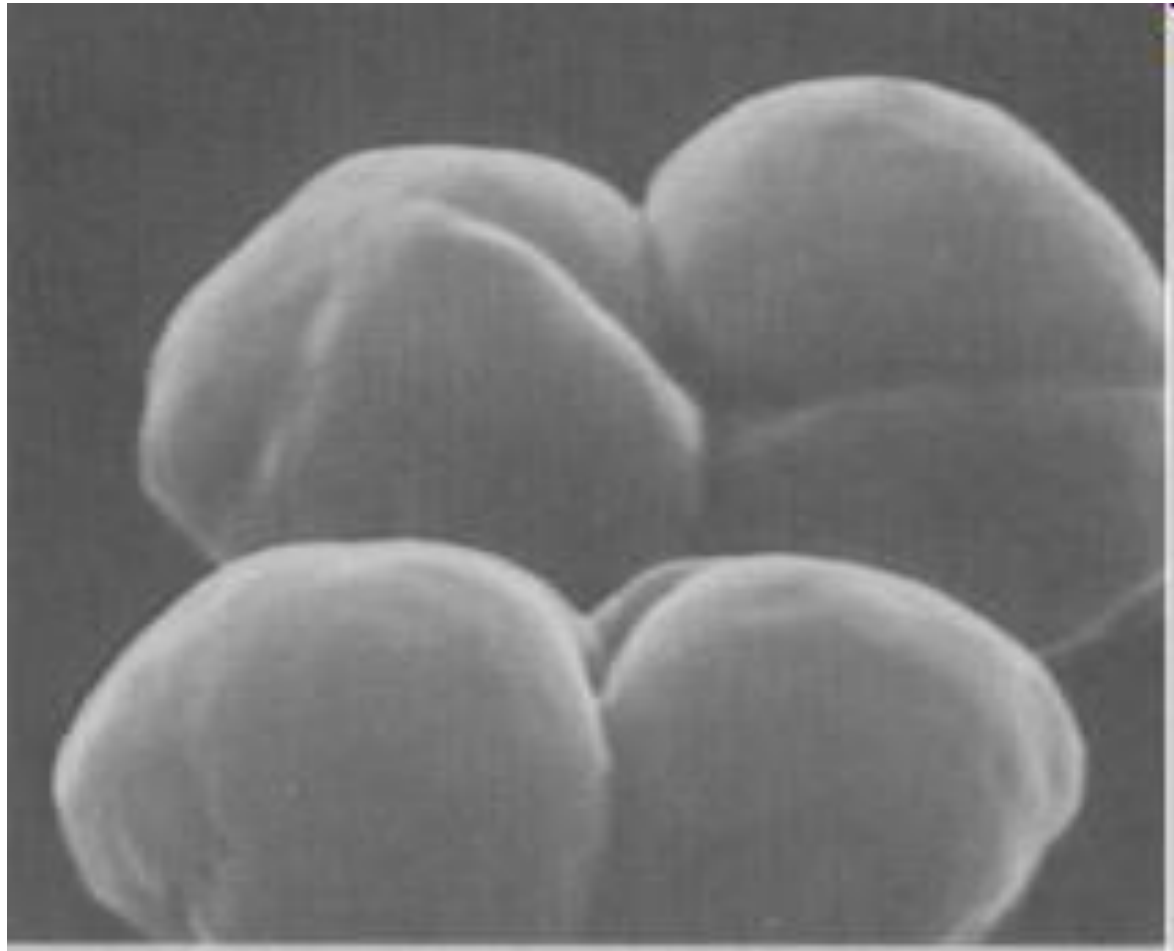
Метанобразующие бактерии

- Все метанобразующие бактерии относятся к **архебактериям**
- По **морфологическим признакам** метаногенные бактерии весьма гетерогенны: среди них есть прямые или изогнутые палочки разной длины; кокковидные формы, сарциноподобные организмы; извитые формы – в частности спираиллы, а также бактерии необычной формы
- Для некоторых метаногенов характерна развитая система внутриклеточных элементарных мембран, являющихся результатом разрастания и впячивания в цитоплазму ЦПМ и сохраняющих с ней связь

Methanocaldococcus jannaschii



Methanosarcina barkeri



Метан – парниковый газ

- Образование метана бактериями является важным геохимическим процессом
- Количество метана образуемого метаногенами достигает 1 млрд. тонн в год
- Попадая в атмосферу, метан способствует развитию "**парникового эффекта**", ведущего к глобальному потеплению климата
- Парниковая активность метана примерно в 21 раз выше чем у углекислого газа.

Роль метанотрофных бактерий

- В аэробных условиях метан потребляется **метанотрофными бактериями**
- Недавно при изучении морских глубоководных экосистем был открыт процесс анаэробного окисления метана
- Метанотрофные бактерии уменьшают количество метана, попадающего в атмосферу, и таким образом препятствуют развитию «парникового эффекта»

Метан – основной компонент биогаза

- **Метан является горючим газом** и представляет собой ценный вид газообразного топлива
- В некоторых странах для получения метана используют специальные сооружения - метантенки, которые позволяют также утилизировать разнообразные органические отходы
- В метантенках при высокой температуре в отсутствие кислорода происходит сбраживание органических веществ первичными анаэробными микроорганизмами, в результате чего образуется водород и углекислота, которые далее трансформируются в метан метанобразующими бактериями
- Производство биогаза в метантенках, с одной стороны, увеличивает энергетические ресурсы, а с другой, позволяет бороться с загрязнением окружающей среды органическими загрязнителями

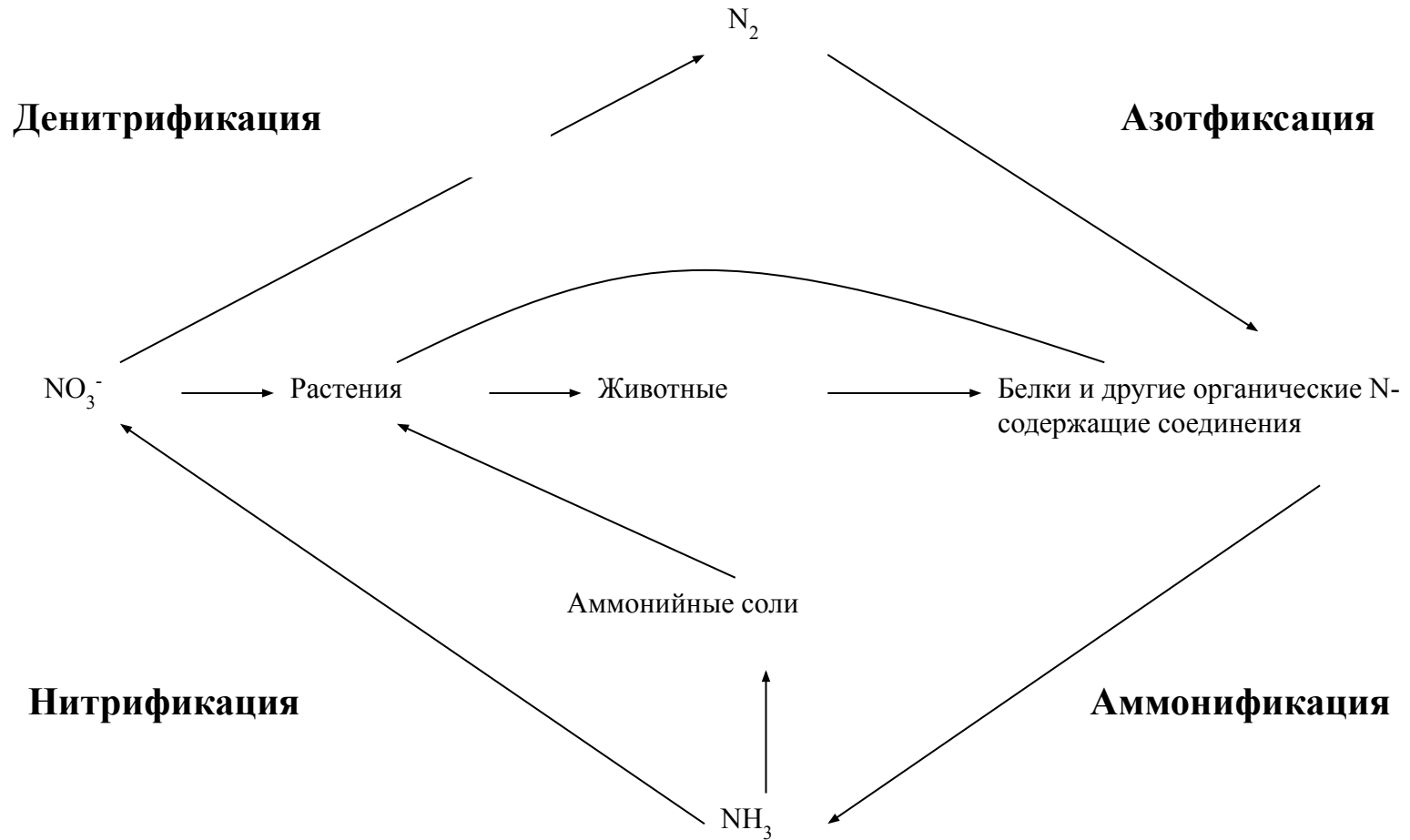
Производство биогаза



Участие микроорганизмов в круговороте азота

- Микроорганизмы играют ключевую роль на всех этапах биологического круговорота азота
- Основными микробиологическими процессами, связанными с превращением азотистых веществ, являются **аммонификация, нитрификация, денитрификация и фиксация молекулярного азота**

Биологический круговорот азота



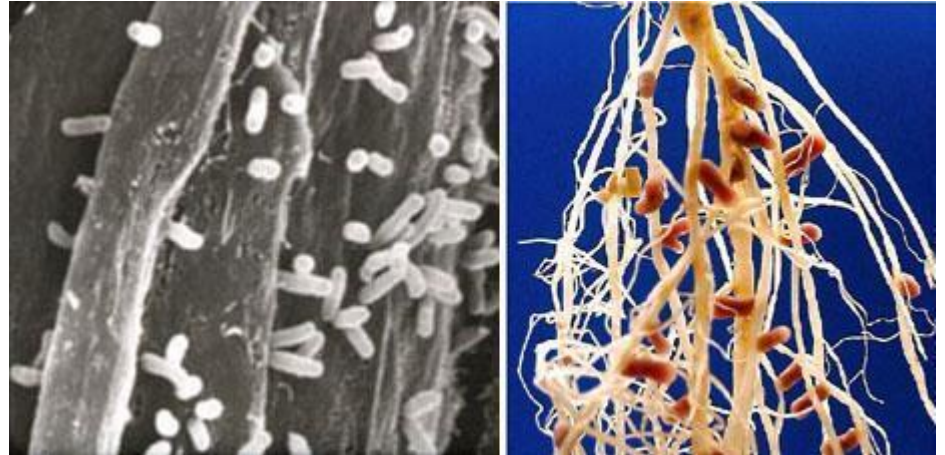
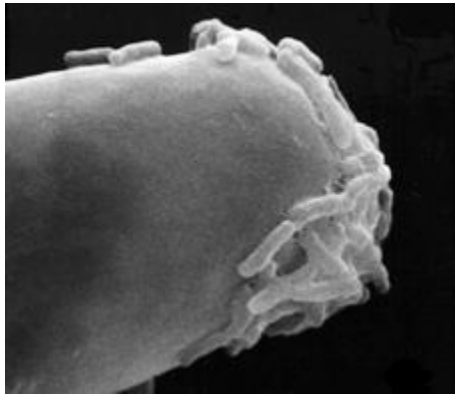
Азотфиксация

- Считают, что этапом, ограничивающим скорость круговорота азота, является процесс азотфиксации
- Это в основном биологический процесс, и единственными организмами, способными его осуществлять, являются бактерии
- Способность к азотфиксации широко распространена среди бактерий
- Биологическая фиксация азота в природе осуществляется частично свободноживущими, а частично симбиотическими азотфиксирующими бактериями
- К азотфиксаторам относятся как аэробные, так и анаэробные бактерии

Азотфиксирующие бактерии

- К свободноживущим азотфиксирующим бактериям относятся аэробные бактерии родов ***Azotobacter*** и ***Beijerinckia***
- К свободноживущим анаэробным азотфиксаторам относится бактерия ***Clostridium pasteurianum***, которая была выделена из почвы еще С.Н. Виноградским
- К симбиотическим азотфиксирующим бактериям относятся представители рода ***Rhizobium*** (клубеньковые бактерии)
- В род ***Rhizobium*** объединены бактерии, вызывающие образование клубеньков на корнях бобовых растений и способные фиксировать азот в условиях симбиоза с ними

Клубеньковые бактерии



Клетки *Rhizobium* на поверхности
корневого волоска

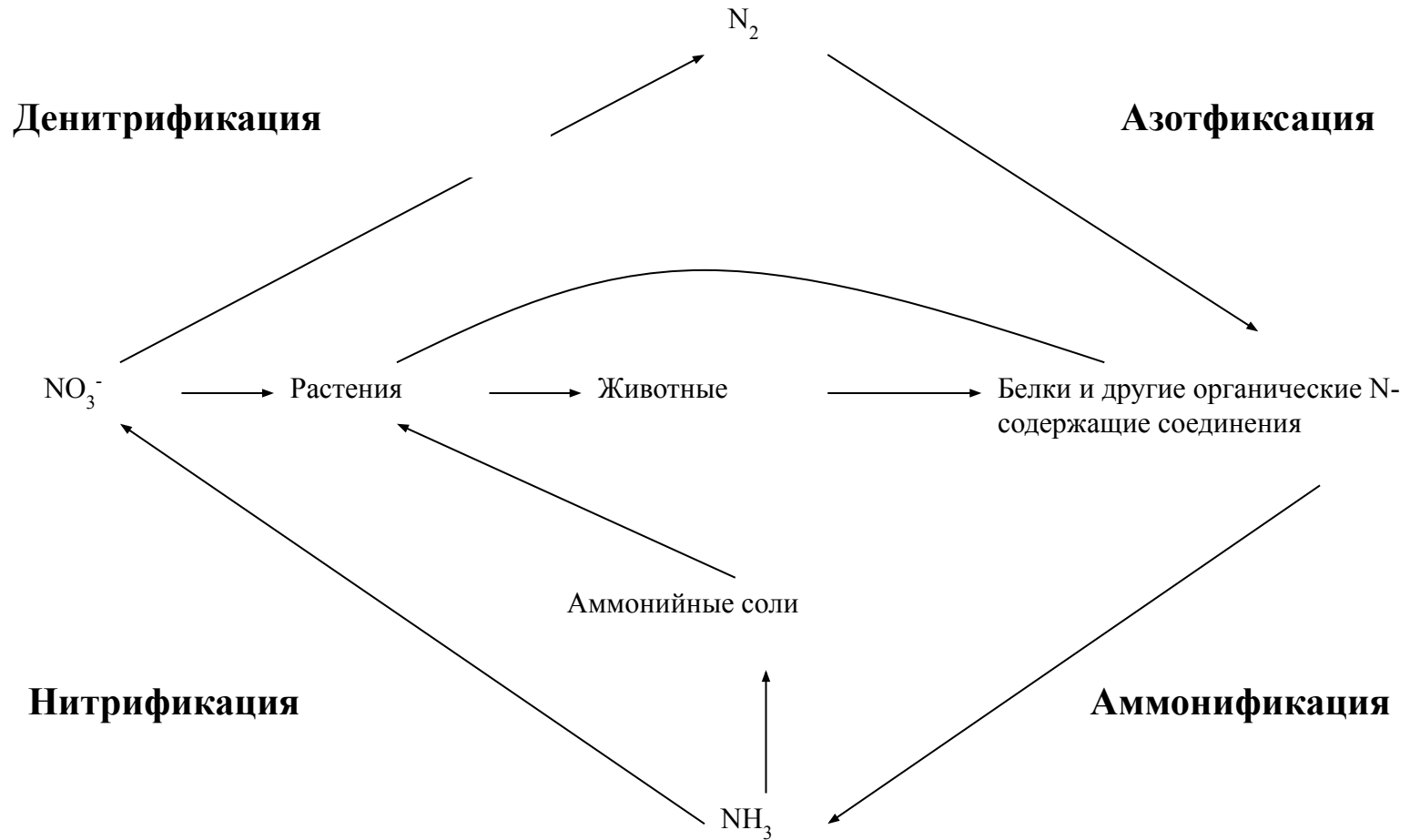
Азотфиксация

- Конечным продуктом азотфиксации является ион аммония, который далее включается в азотсодержащие органические вещества (белки, нуклеиновые кислоты и др.)
- Азотсодержащие органические вещества могут либо находиться в составе клеток микроорганизмов, либо, при симбиотической азотфиксации, они находятся в составе растений, а при поедании растений животными попадают в тело животных

Аммонификация

- Микробиологическое превращение азотсодержащих органических соединений (белка, мочевины, нуклеиновых кислот, хитина и других веществ) сопровождается освобождением аммиака, вследствие чего данный процесс получил название **аммонификации**
- Этот процесс называют также **гниением**, поскольку при этом происходит накопление продуктов, обладающих неприятным специфическим запахом
- Аммонификация – один из важнейших процессов, определяющих плодородие почвы, поскольку при этом азот из недоступной для растений формы переходит в аммиак
- В разложении белков участвуют многочисленные грибы и бактерии, в том числе представители родов *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Proteus* и др.

Биологический круговорот азота



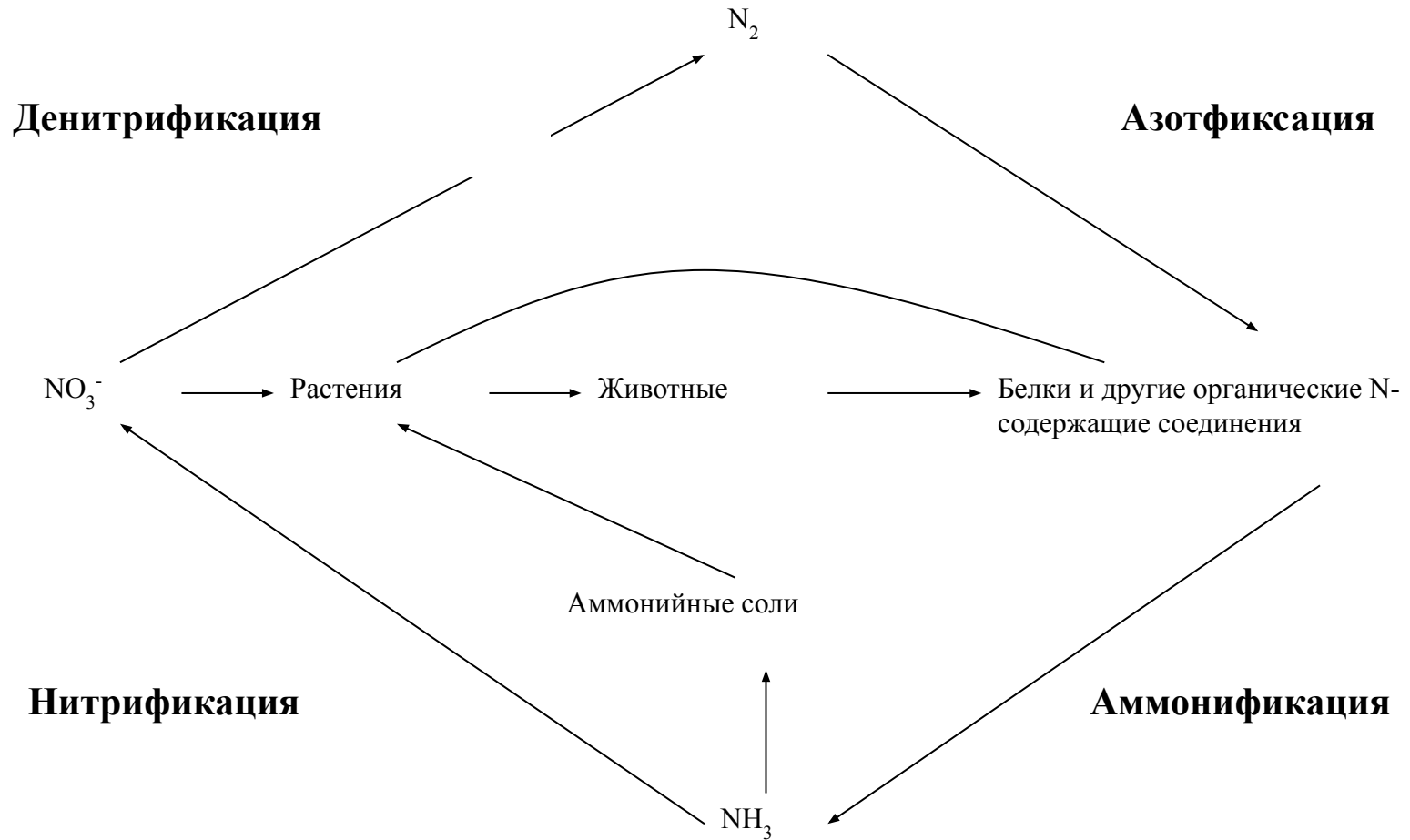
Нитрификация

- Высвобождающийся аммиак образует с различными кислотами аммонийные соли, которые являются источниками азотного питания для растений и микроорганизмов
- Высвобождающийся аммиак окисляется **нитрифицирующими бактериями** до нитритов и нитратов в процессе **нитрификации**
- Процесс нитрификации осуществляют **нитрифицирующие бактерии**, которые являются хемолитотрофами
- К хемолитотрофным относятся бактерии, которые используют в качестве источника энергии процессы окисления неорганических веществ

Нитрифицирующие бактерии

- Нитрификация является двухфазным процессом
- Все нитрифицирующие бактерии выделены в семейство *Nitrobacteriaceae* и разделены на две группы, в зависимости от того, какую фазу процесса они осуществляют
- Первую фазу - окисление солей аммония до солей азотистой кислоты (нитритов) осуществляют так называемые **аммонийокисляющие бактерии** - представители родов *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus* и *Nitrosolobus* и др
- Вторую фазу нитрификации – окисление нитритов до нитратов – осуществляют **нитритоокисляющие бактерии**, которые относятся к родам *Nitrobacter*, *Nitrococcus* и др.
- Все нитрифицирующие бактерии грамотрицательные облигатные аэробы и автотрофы

Биологический круговорот азота



Гетеротрофная нитрификация

- Многие гетеротрофные бактерии родов *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Arthrobacter* и др. способны окислять аммиак и другие восстановленные соединения азота до нитритов и нитратов
- Данный тип нитрификации получил название **гетеротрофной нитрификации**
- В отличие от нитрификации, осуществляемой хемолитотрофными бактериями, гетеротрофная нитрификация не является источником энергии для бактерий
- Гетеротрофная нитрификация широко распространена в природе, особенно там, где аммиак образуется в условиях высокого содержания органического вещества, например в компостах и сточных водах.

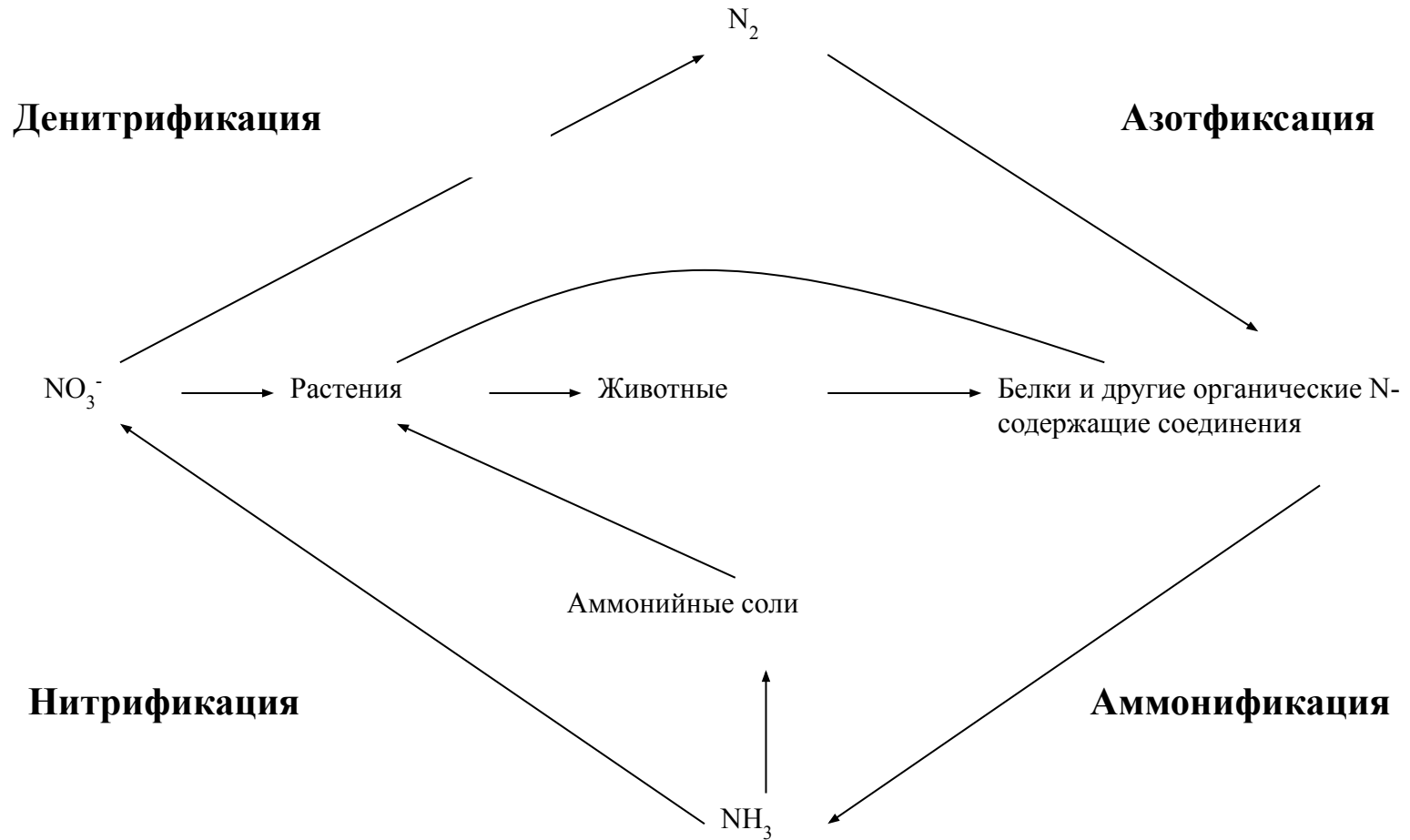
Ассимиляционная нитратредукция

- В результате нитрификации и гетеротрофной нитрификации образуются нитраты
- Нитраты могут использоваться растениями и микроорганизмами в качестве источников азотного питания в процессе **ассимиляционной нитратредукции**
- В процессе ассимиляционной нитратредукции нитрат сначала восстанавливается до нитрита, а затем до аммиака, который используется для синтеза аминокислот и других азотсодержащих компонентов клетки
- Ассимиляционная нитратредукция не связана с получением энергии и может происходить в присутствии кислорода

Денитрификация

- В отсутствие кислорода нитраты восстанавливаются **денитрифицирующими бактериями** до молекулярного азота в процессе **денитрификации**
- Молекулярный азот является основным, но не единственным газообразным продуктом, образующимся при денитрификации
- Наряду с N_2 в качестве побочных продуктов образуются NO (окись) и N_2O , (закись) азота, которые также поступают в атмосферу, где действуют как газы, создающие «парниковый эффект»
- **Денитрификация** - это процесс восстановления нитратов до газообразных продуктов
- В том случае, когда в процессе денитрификации образуется молекулярный азот, цикл круговорота азота замыкается

Биологический круговорот азота



Нитратное дыхание

- Денитрифицирующие бактерии относятся к группе бактерий, осуществляющих **анаэробное дыхание**
- Денитрифицирующие бактерии используют в качестве конечных акцепторов электронов нитраты и осуществляют так называемое **нитратное дыхание**
- Процесс нитратного дыхания имеет энергетическое значение для осуществляющих его бактерий – в его ходе происходит образование АТФ
- Энергетический выход нитратного дыхания составляет примерно 70% по сравнению с аэробным дыханием

Денитрифицирующие бактерии

- К денитрификации способны только прокариоты
- В наибольшей степени способность к денитрификации распространена у бактерий из родов *Bacillus* и *Pseudomonas*
- Эти бактерии являются факультативными анаэробами, которые переключаются на нитратное дыхание только в отсутствие кислорода

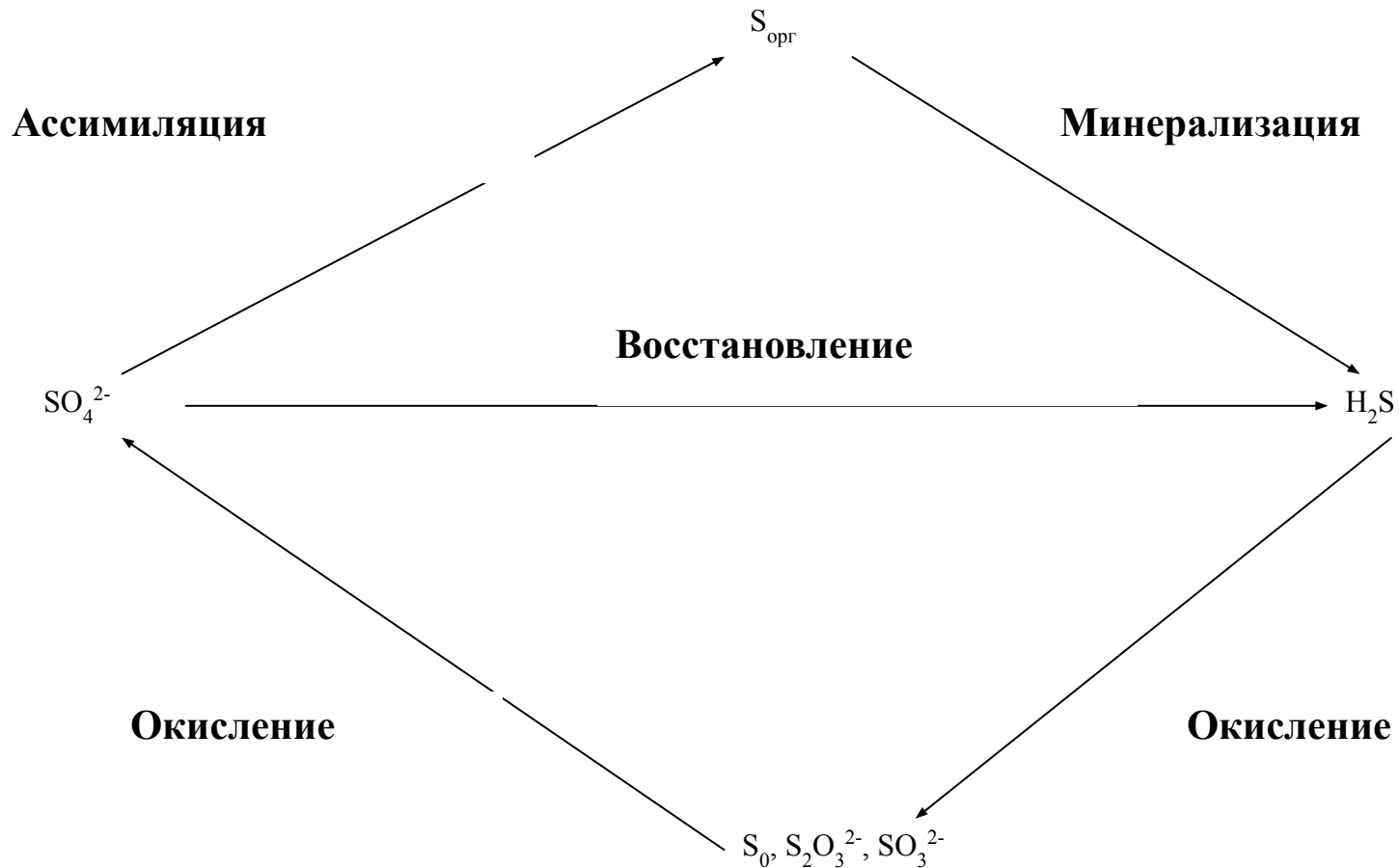
Экологическая роль денитрификации

- Денитрификация широко распространена в природе
- Денитрифицирующие бактерии обитают в почвах разного типа, в пресных и морских водоемах
- Денитрификация может приводить к обеднению почв за счет потерь нитратного азота
- С другой стороны, данный процесс служит источником атмосферного азота и является необходимым звеном в круговороте азота в природе

Биологический круговорот серы

- В природе постоянно происходят многообразные превращения серы, в которых микроорганизмы играют основную роль
- Микроорганизмы играют ключевую роль в осуществлении следующих важнейших этапов в превращении серы: **минерализации органической серы, окислении минеральной серы и восстановлении минеральной серы**
- Микроорганизмы также участвуют в этапе **ассимиляции сульфатов**

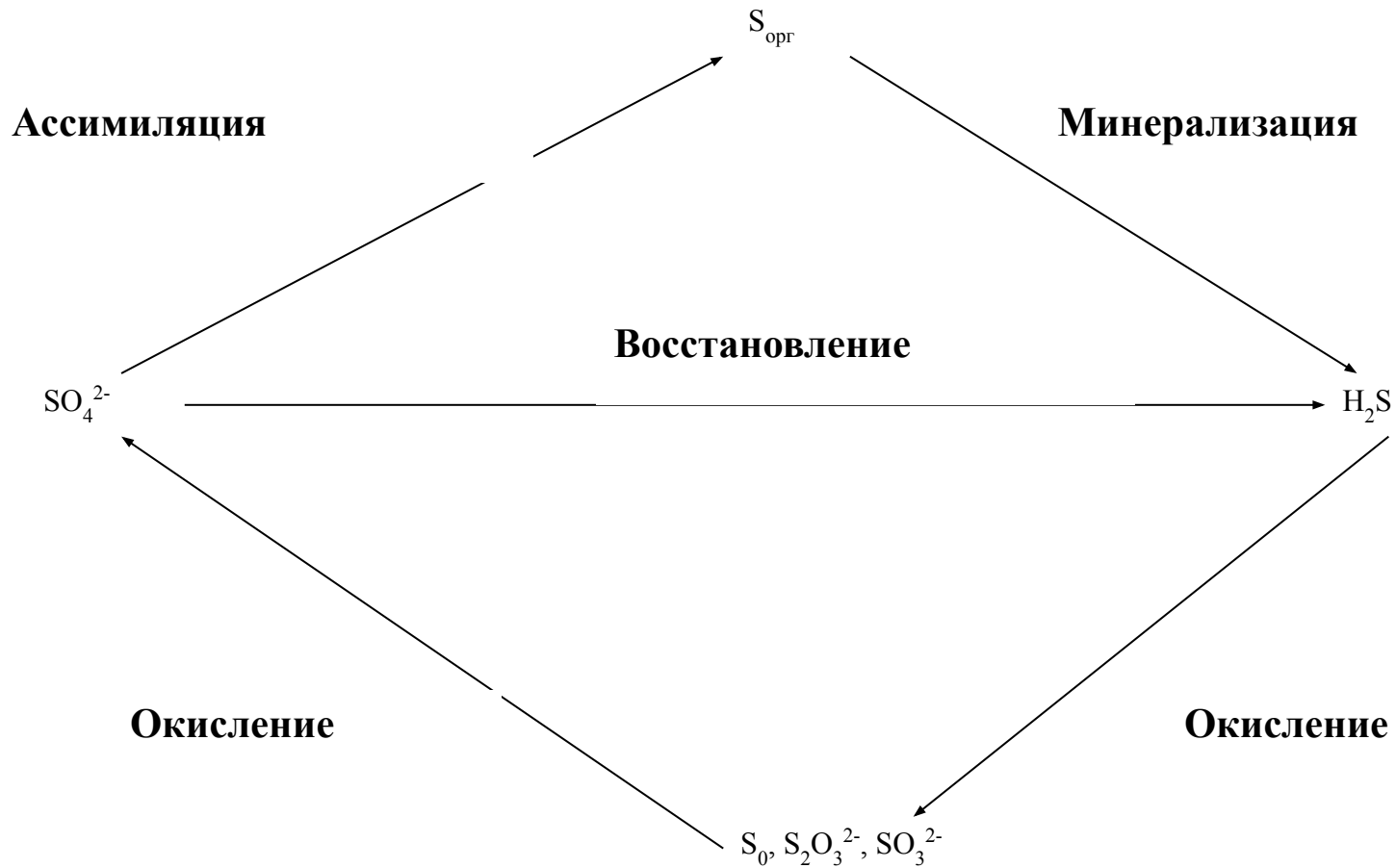
Биологический круговорот серы



Ассимиляция сульфатов

- Растворимые сульфаты используются в качестве источников серы для конструктивного метаболизма почти всеми растениями и многими микроорганизмами
- Ассимиляция сульфата напоминает ассимиляцию нитрата и может быть названа **ассимиляционной сульфатредукцией** по аналогии с **ассимиляционной нитратредукцией**
- Сульфат, подобно нитрату, должен быть восстановлен, чтобы сера могла включиться в органические соединения
- В живых организмах сера встречается почти исключительно в восстановленной форме в виде сульфгидрильных (-SH) и дисульфидных(-S-S-) групп

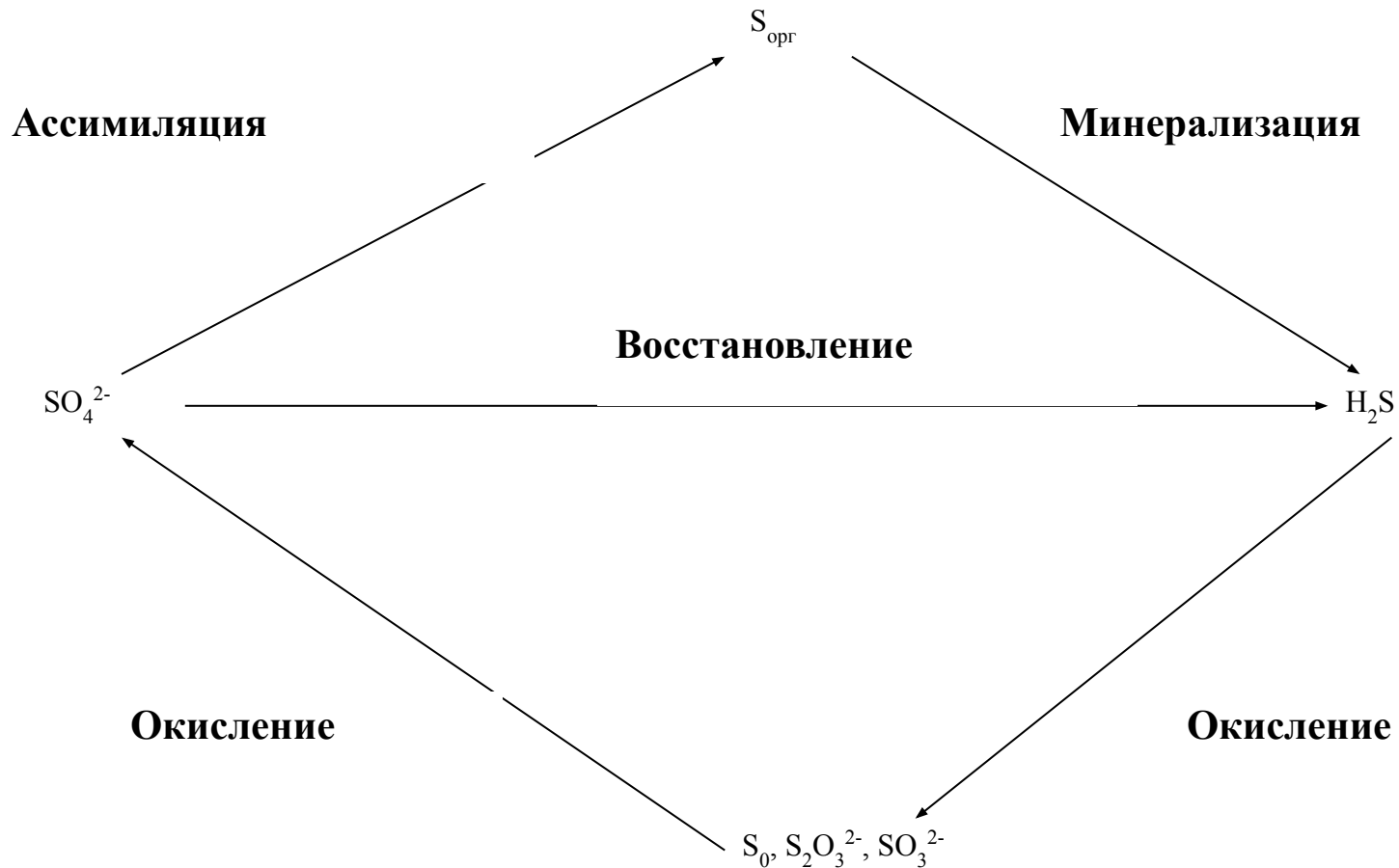
Биологический круговорот серы



Минерализация органических серосодержащих соединений

- При **минерализации** органических серосодержащих соединений сера освобождается в восстановленной форме
- Этот процесс происходит при участии микроорганизмов-аммонификаторов, которые разлагают белки с образованием сероводорода и меркаптанов
- Этот процесс происходит одновременно с аммонификацией и известен как **гниение**, поскольку его продукты обладают неприятным специфическим запахом
- Меркаптаны в аэробных условиях также окисляются до сероводорода

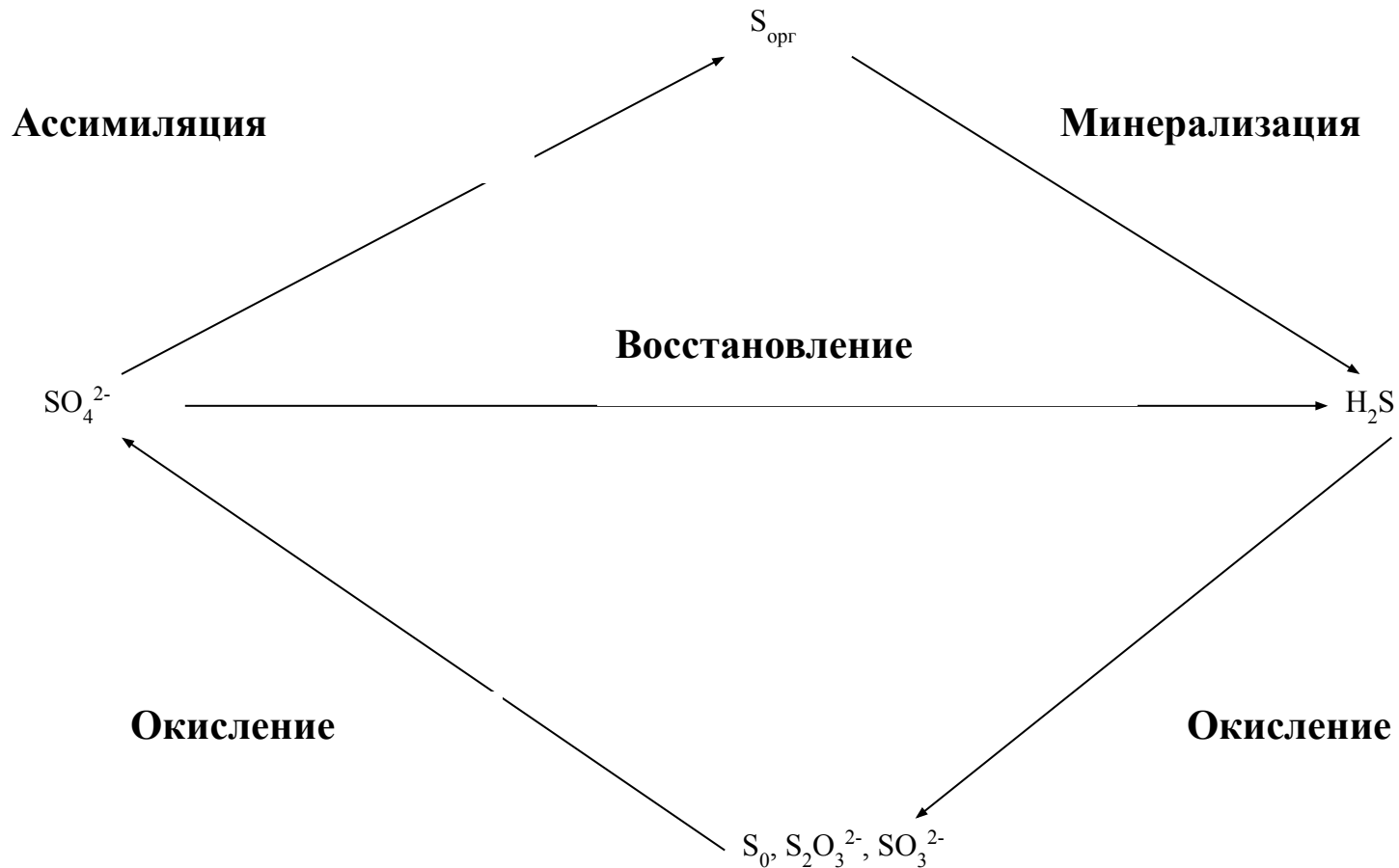
Биологический круговорот серы



Сульфатное дыхание

- Вторым источником сероводорода микробиологического происхождения является деятельность **сульфатвосстанавливающих бактерий**
- Сульфатвосстанавливающие бактерии используют в своем энергетическом метаболизме неорганические соединения серы в качестве акцепторов электронов в дыхательной цепи
- Это приводит к **восстановлению** сульфатов до сероводорода
- В качестве доноров электронов сульфатвосстанавливающие бактерии, как правило, используют органические соединения или водород
- Окисление происходит в анаэробных условиях
- По аналогии с нитратным дыханием, этот процесс получил название **сульфатного дыхания** или диссимиляционной сульфатредукции

Биологический круговорот серы



Сульфатвосстанавливающие бактерии

- По морфологическим и физиологическим признакам бактерии, объединенные в группу сульфатвосстанавливающих бактерий, разнообразны
- Среди них есть одноклеточные и нитчатые формы, неподвижные или передвигающиеся с помощью жгутиков или скольжением
- Большинство имеют клеточную стенку грамотрицательного типа
- Все они облигатные анаэробы
- К сульфатвосстанавливающим бактериям относятся бактерии родов *Desulfovibrio*, *Desulfotomaculum*, *Desulfobacter*, *Desulfococcus* и другие

Экологическое значение сульфатовосстанавливающих бактерий

- Еще в 1890 г известный русский химик Н.Д. Зелинский высказал предположение, что сероводород, содержащийся в большом количестве в глубинах Черного моря, образуется из сульфатов при участии микроорганизмов
- Сульфатовосстанавливающие эубактерии широко распространены в анаэробных зонах водоемов разного типа, в иле, в почвах, в пищеварительном тракте животных
- Наиболее интенсивно восстановление сульфатов происходит в соленых озерах и морских лиманах, где почти нет циркуляции воды, и содержится много сульфатов

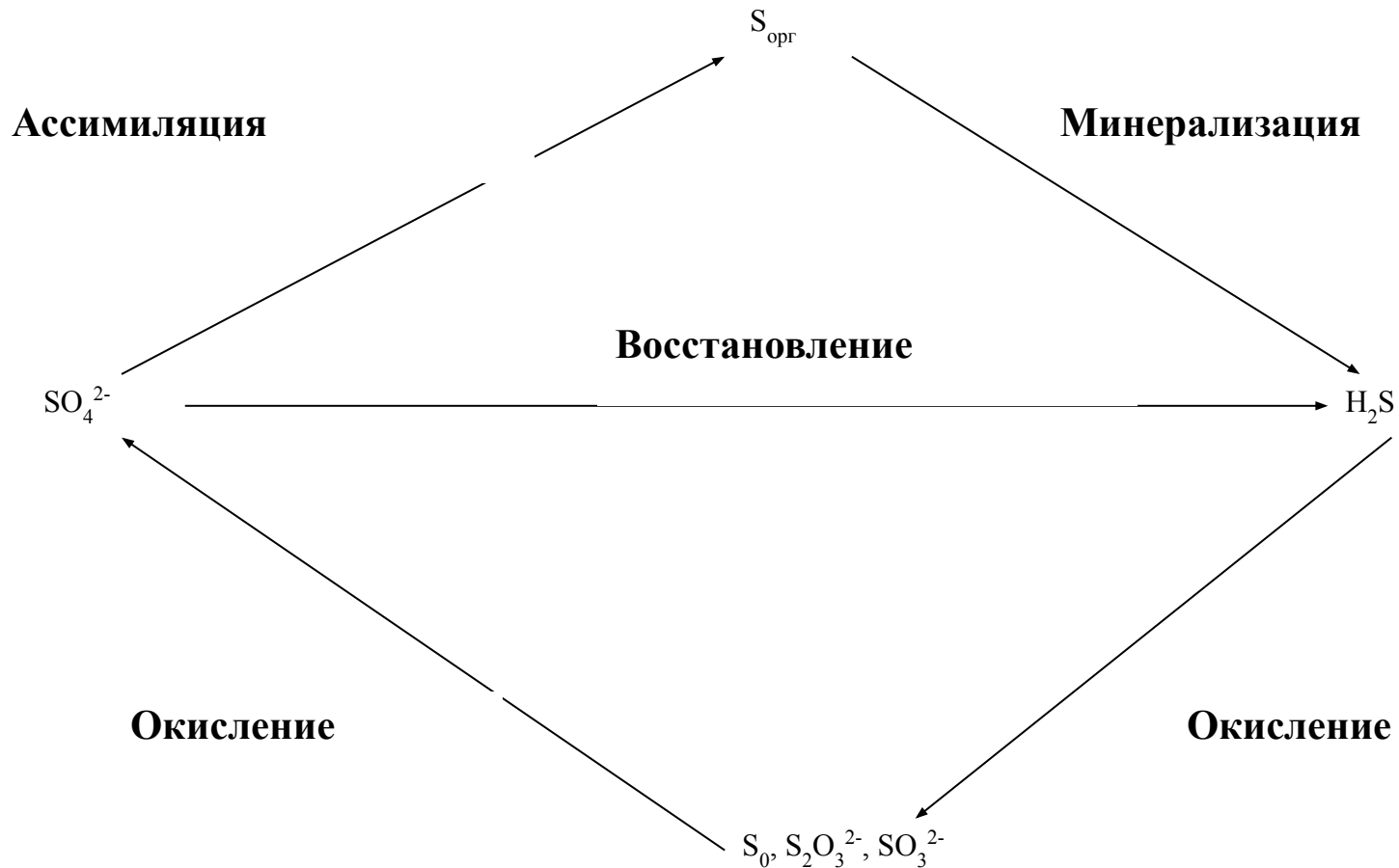
Экологическое значение сульфатовосстанавливающих бактерий

- Сульфатовосстанавливающим эубактериям принадлежит ведущая роль в образовании сероводорода в природе и в отложении сульфидных минералов
- Накопление в среде H_2S часто приводит к отрицательным последствиям – в водоемах к гибели рыбы, в почвах к повреждению растений
- С активностью сульфатовосстанавливающих эубактерий связана также **коррозия в анаэробных условиях** различного металлического оборудования, например, металлических труб

Окисление сероводорода в аэробных условиях

- В связи с тем, что сероводород токсичен для большинства организмов, большое значение для биосферы имеет его биологическое окисление до сульфата
- Этот процесс может происходить в аэробных и анаэробных условиях
- В аэробных условиях окисление сероводорода и других неорганических восстановленных соединений серы происходит под воздействием хемолитотрофных тионовых бактерий, бесцветных нитчатых и одноклеточных серобактерий

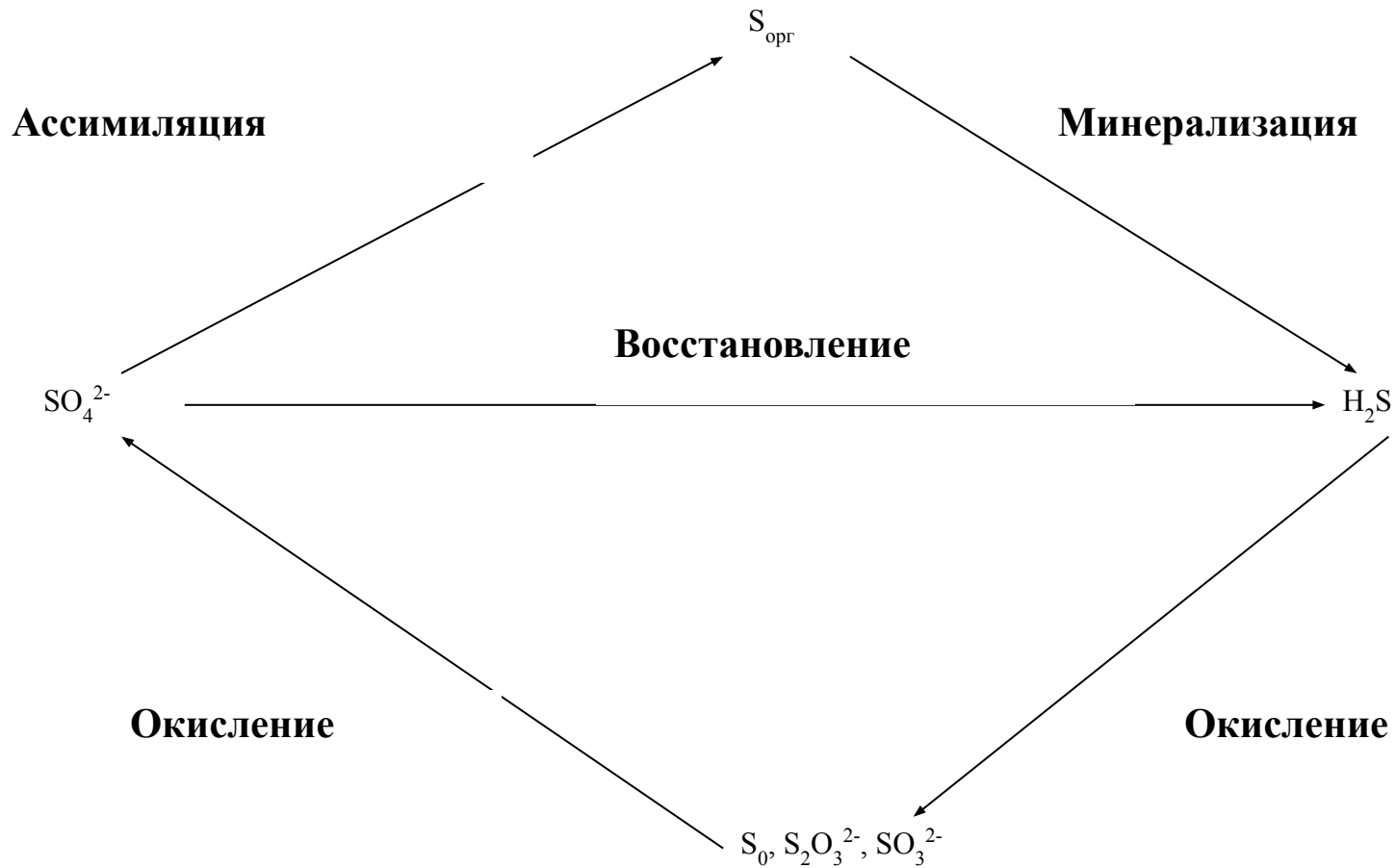
Биологический круговорот серы



Окисление сероводорода в анаэробных условиях

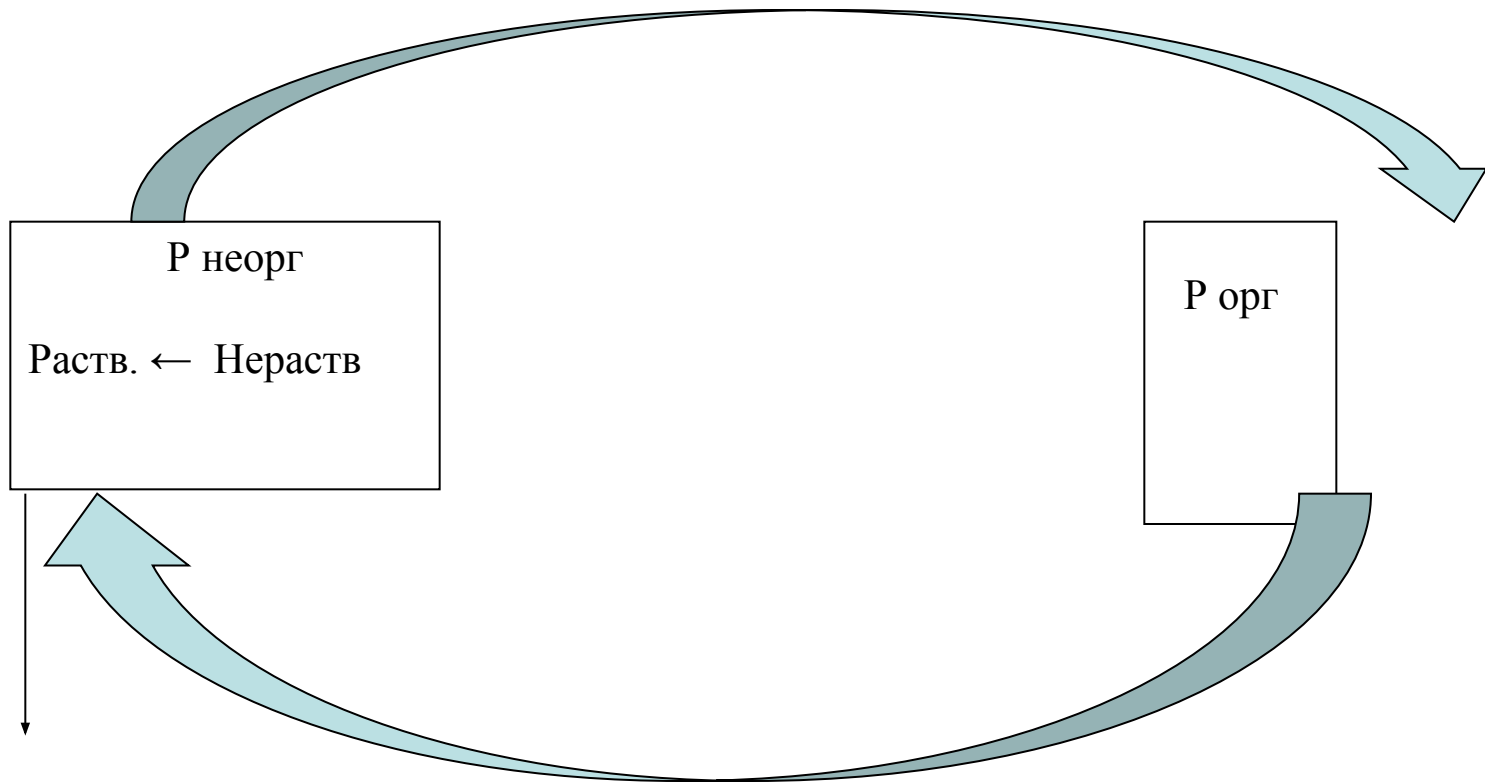
- В анаэробных условиях окисление сероводорода осуществляют фотосинтезирующие пурпурные и зеленые серобактерии, которые ассимилируют CO_2 , используя в качестве восстановителя сероводород
- В данном случае бактерии осуществляют **аноксигенный фотосинтез**, который происходит без выделения молекулярного кислорода
- Вместо этого образуется молекулярная сера, при этом может происходить временное отложение молекулярной серы внутри или вне клеток
- Впоследствии сера окисляется до сульфатов, в результате чего цикл серы замыкается

Биологический круговорот серы



Биологический круговорот фосфора

Ассимиляция



Вынос в
океан

Минерализация

Биологический круговорот фосфора

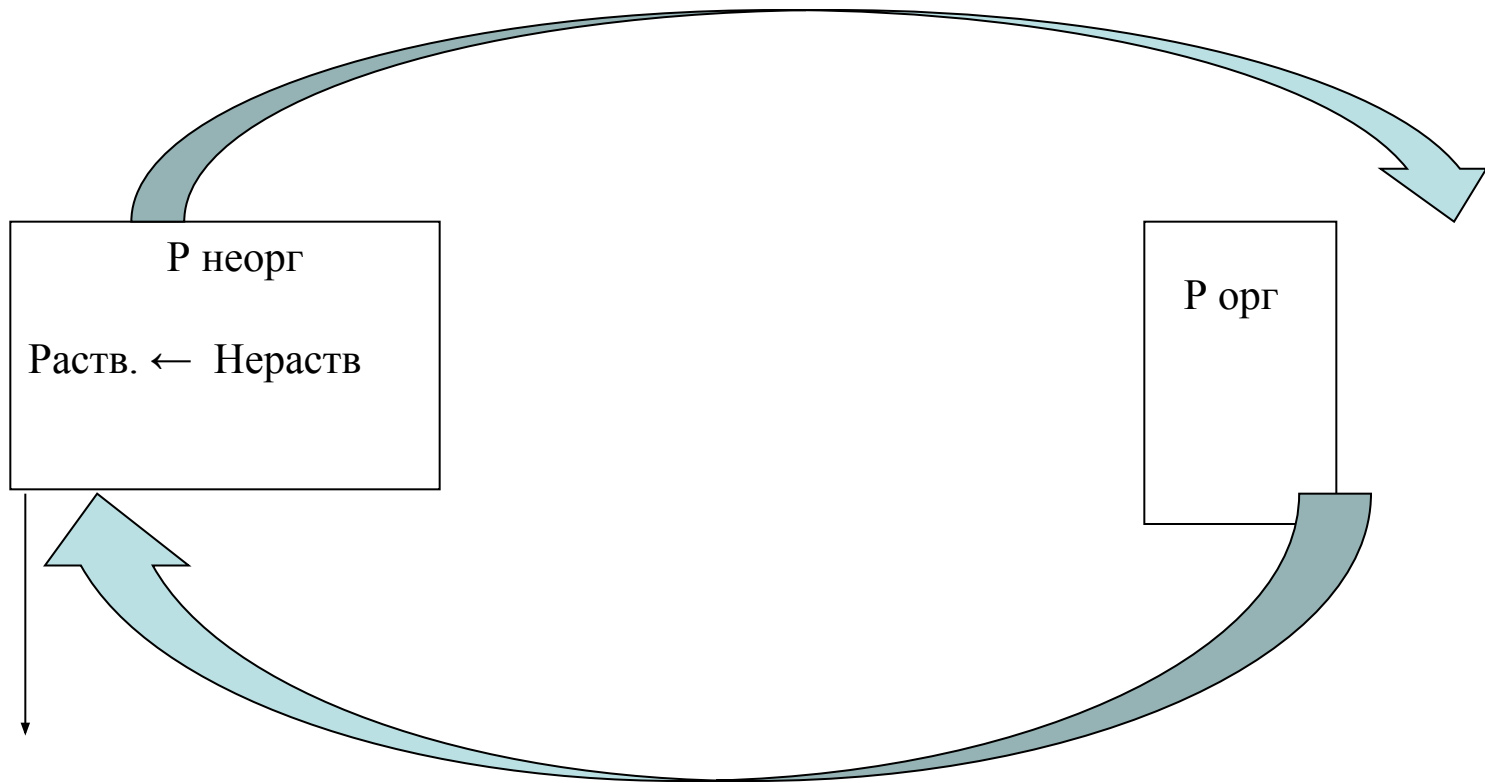
- Биологический круговорот фосфора включает **минерализацию и ассимиляцию** фосфорсодержащих соединений
- Без предварительной минерализации органические вещества, содержащие фосфор, недоступны для растений
- Бактерии, вызывающие минерализацию органических соединений фосфора, относятся к родам *Pseudomonas*, *Bacillus* и др.
- В минерализации принимают участие грибы из родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Rhizopus* и др.

Биологический круговорот фосфора

- Освобождающиеся при минерализации ионы фосфорной кислоты (PO_4^{3-}) соединяются с рядом ионов металлов, в результате чего получают фосфорнокислые соли кальция, магния, железа и других элементов
- Растения и многие микроорганизмы поглощают доступные им фосфатные ионы, из которых внутри клетки в процессе ассимиляции синтезируются органические фосфорсодержащие соединения.

Биологический круговорот фосфора

Ассимиляция



Вынос в
океан

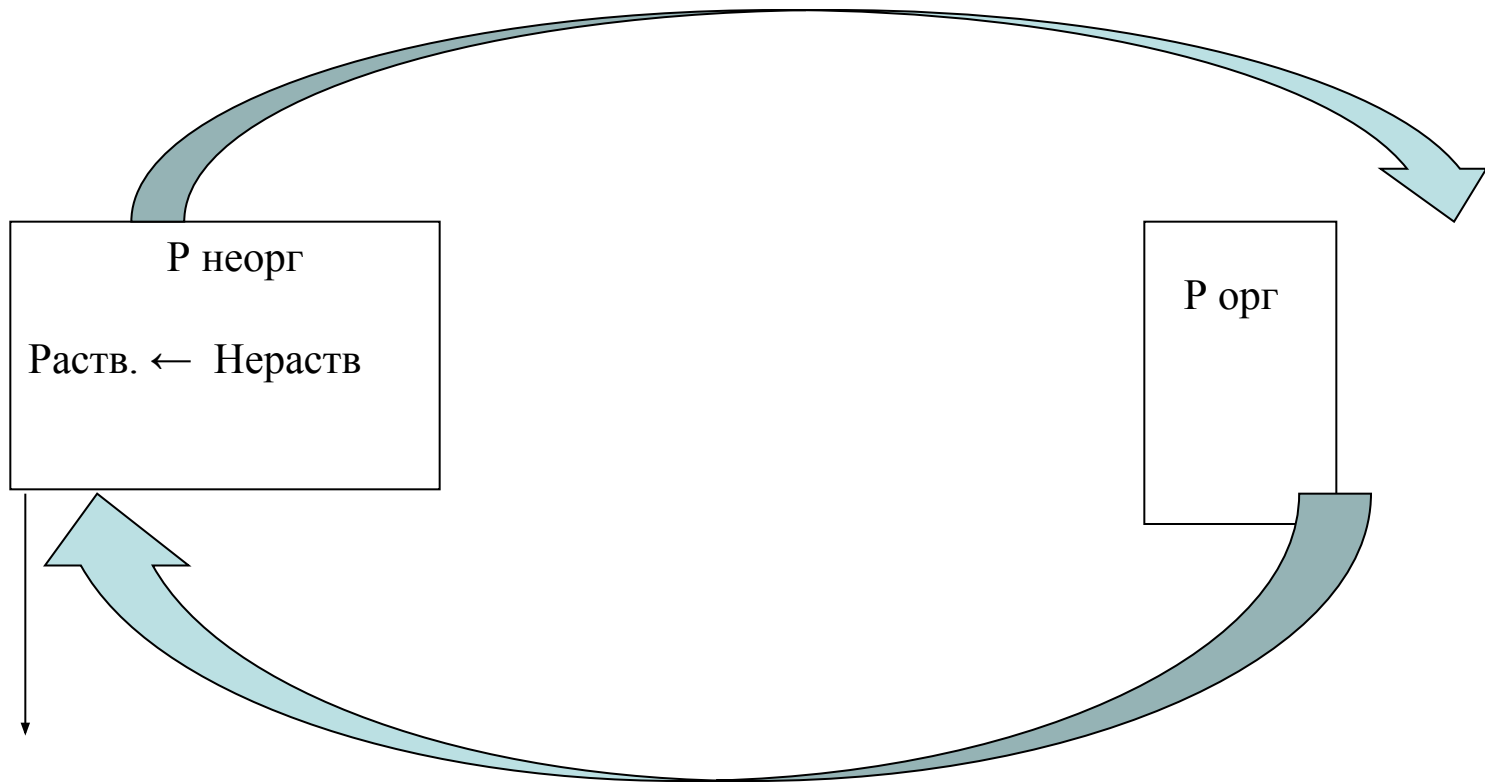
Минерализация

Биологический круговорот фосфора

- Фосфат служит фактором, ограничивающим рост многих организмов, так как большая часть земных запасов фосфора находится в виде нерастворимых солей кальция, железа или алюминия
- Многие микроорганизмы (бактерии и грибы) могут переводить нерастворимые соединения фосфорной кислоты в растворимое состояние
- Растворение фосфатов в почве происходит в результате образования микроорганизмами углекислого газа или различных кислот (органических и неорганических)
- Это повышает растворимость фосфатов и, следовательно, увеличивает доступность фосфора для растений
- Вместе с тем растворимые фосфаты постоянно переносятся из почвенной среды в океан, и такой процесс является в основном однонаправленным

Биологический круговорот фосфора

Ассимиляция



Вынос в
океан

Минерализация