

Участие прокариот в
превращениях соединений
биогеенных элементов

СПОСОБЫ СУЩЕСТВОВАНИЯ ПРОКАРИОТНЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Источник энергии	Доноры электронов	Конечные акцепторы электронов	Источник углерода для построения вещества тела	Способ существования	Представители
Окислительно-восстановительные реакции	Неорганические соединения (H ₂ , H ₂ S, NH ₃ , Fe ²⁺ и др.)	Молекулярный кислород	CO ₂	хемотритоаэроавтотрофия	Нитрифицирующие, тионовые, водородные бактерии
			Органические соединения	хемотритоаэрогетеротрофия	Некоторые водородные и железобактерии
		CO ₂ , SO ₄ ²⁻	CO ₂	хемотритоанаэроавтотрофия	Метанобразующие бактерии
			Органические соединения	хемотритоанаэрогетеротрофия	Сульфатовосстанавливающие бактерии
	Органические соединения	Молекулярный кислород	CO ₂	хемотритоанаэроавтотрофия	Окисление муравьиной кислоты бактериями
			Органические соединения	хемотритоанаэрогетеротрофия	Большинство бактерий
		Органические соединения	CO ₂	хемотритоанаэроавтотрофия	Метанобразующие бактерии
			Органические соединения	хемотритоанаэрогетеротрофия	Молочнокислые, масляно-кислые и другие бактерии, осуществляющие брожение
Свет	Неорганические соединения (H ₂ O, H ₂ S, S и др.)	–	CO ₂	фотолитоавтотрофия	Цианобактерии, большинство пурпурных и зеленых серобактерий, некоторые несерные пурпурные бактерии
			Органические соединения	фотолитогетеротрофия	Некоторые цианобактерии, большинство пурпурных и зеленых серобактерий
	Органические соединения	–	CO ₂	фотоорганавтотрофия	Некоторые пурпурные бактерии
			Органические соединения	фотоорганогетеротрофия	Несерные пурпурные бактерии, некоторые пурпурные и зеленые серобактерии, галобактерии



- За счет деятельности азотфиксирующих бактерий в океан из атмосферы попадает за год около 140 миллионов тонн азота. Примерно такое же количество азота возвращается в атмосферу в результате осуществляемого другими бактериями процесса денитрификации — восстановления нитратов.
- Ранее предполагалось, что азотфиксация и денитрификация пространственно разобщены (к примеру, атмосферный азот, связанный в Северной Атлантике, возвращается в атмосферу на севере Индийского океана), но недавние исследования показали, что это не так. Азот связывается азотфиксаторами поблизости от тех мест, где он наиболее активно теряется в ходе денитрификации. Такие области выявлены, в частности, в Тихом океане и в Аравийском море.

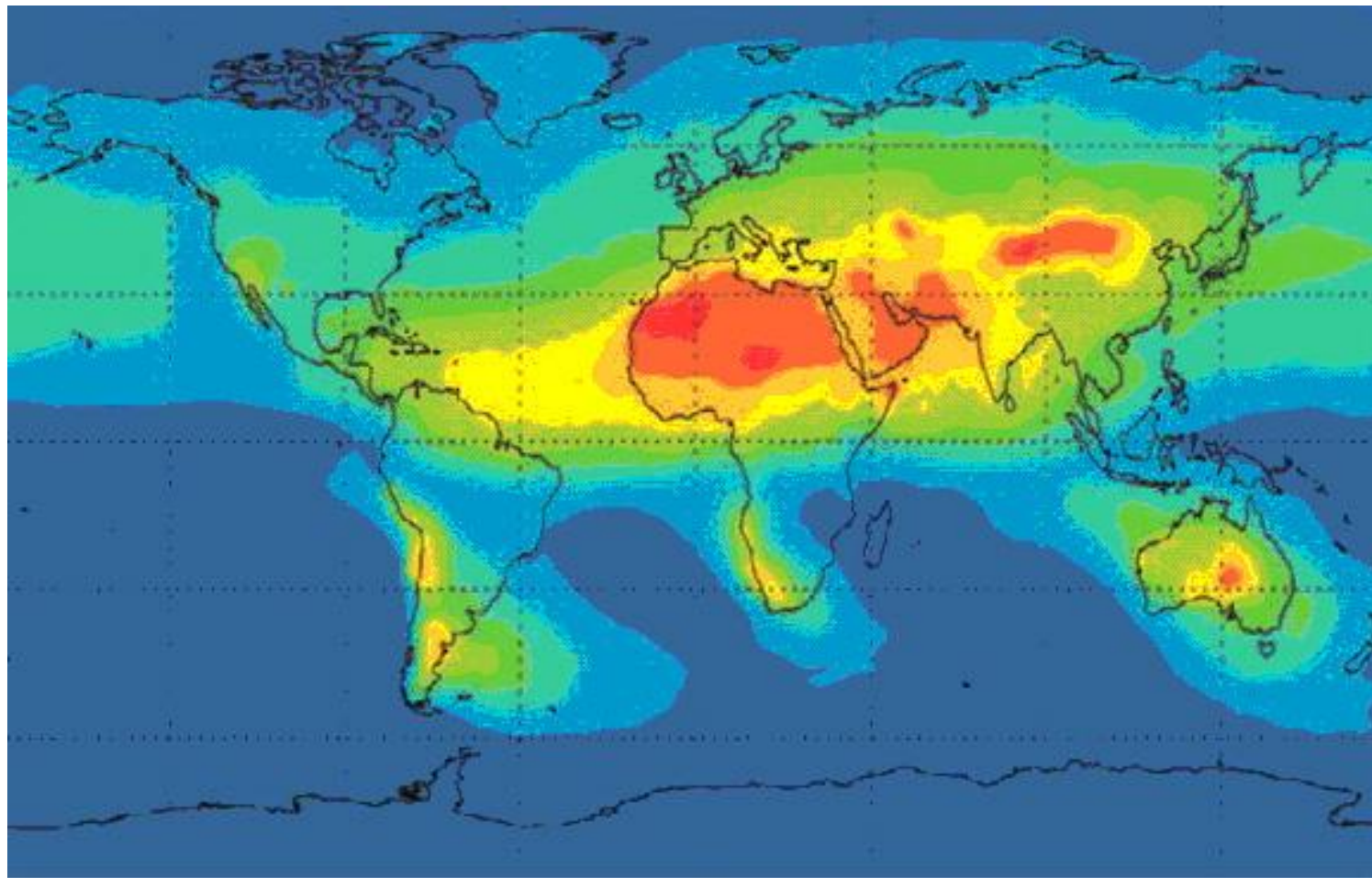


Рис. 3. Распределение пыли (г/м^2 в год), приносимой в океан ветрами из Сахары, а также пустынь Аравийского полуострова и Центральной Азии. Именно с пылью попадает в океан железо, столь нужное азотфиксирующим цианобактериям.
Рисунок из статьи: P.W.Boyd et al. [Mesoscale iron enrichment experiments 1993-2005: Synthesis and future directions](#) // *Science*. 2007. V. 315. P. 612–617

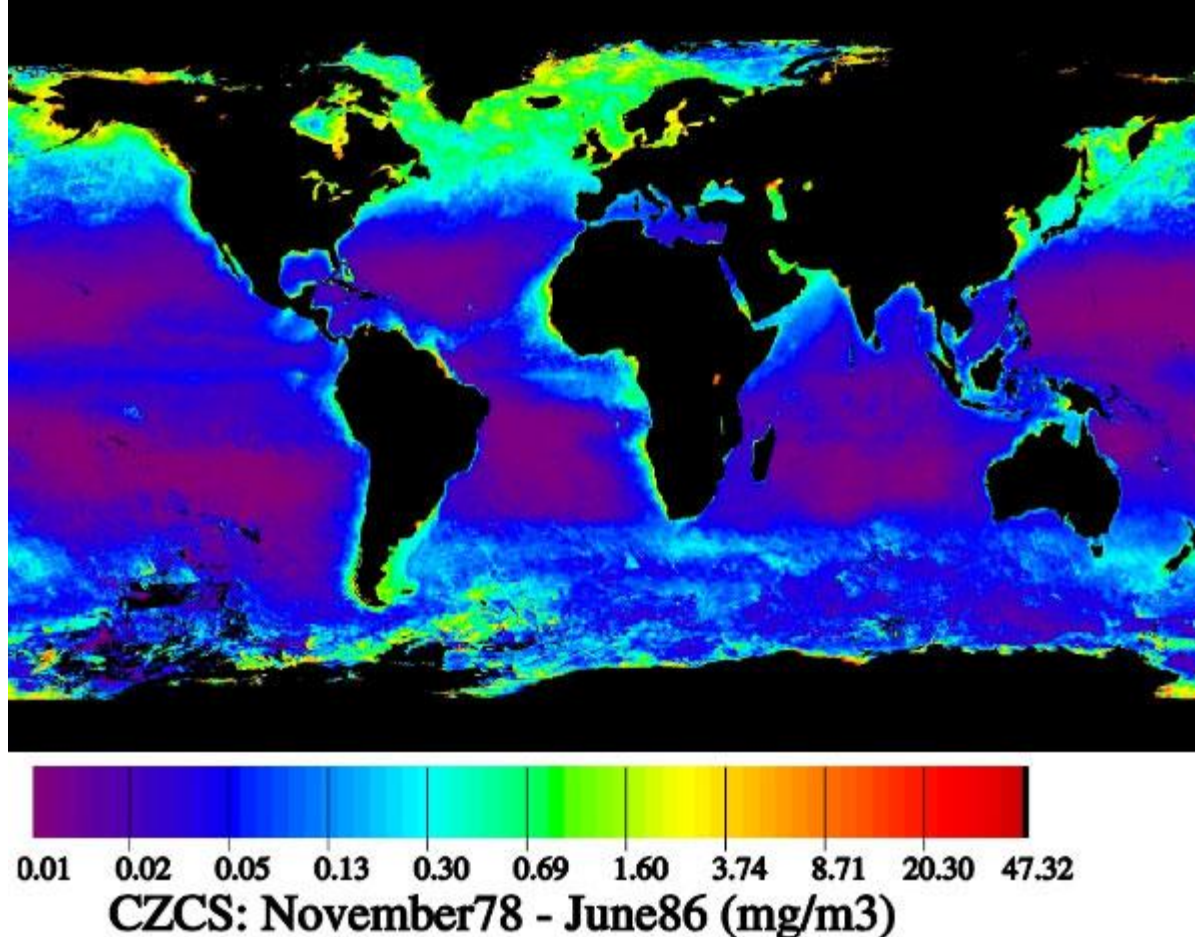


Рис. 1. Распределение содержания хлорофилла в мг/м³ (среднегодовые данные для периода 1978–1986 гг.). Хорошо видно, что в центральных частях океана, в областях «центральных круговоротов» крайне мало фитопланктона. Эти области (показаны фиолетовым цветом) — по сути, настоящие «биологические пустыни», где развитие фитопланктона ограничено острой нехваткой биогенных элементов — азота и фосфора. Высоко-продуктивные районы (показаны зеленым и желтым) — это Северная Атлантика, северная часть Тихого океана, воды, примыкающие к Антарктиде, и прибрежные области. Рисунок с сайта marine.rutgers.edu

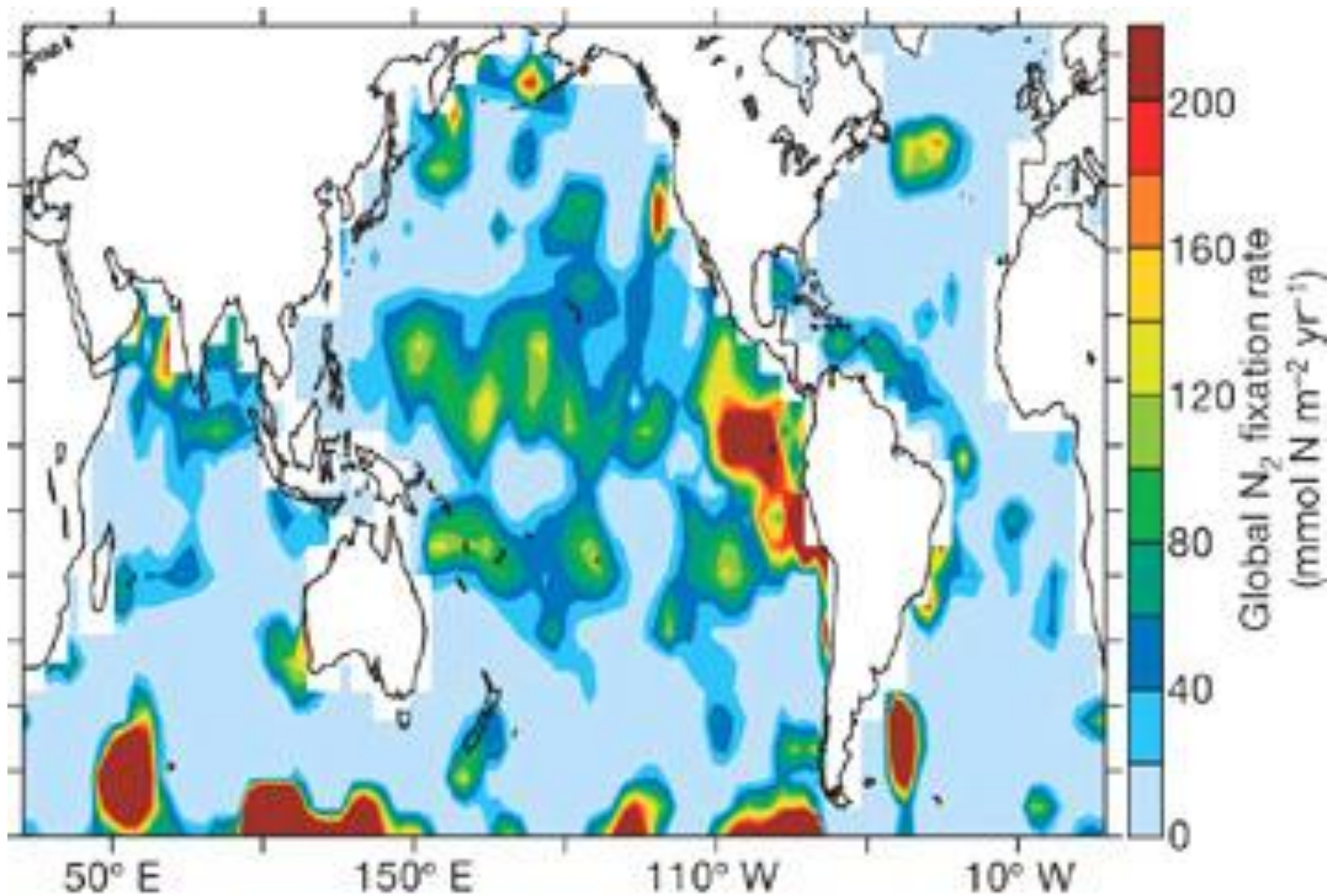


Рис 4. Распределение интенсивности азотфиксации (микромоль N_2/m^2 в год) по акватории Мирового океана. Азот связывается там, где интенсивно идет денитрификация. Рис. из обсуждаемой статьи в *Nature*

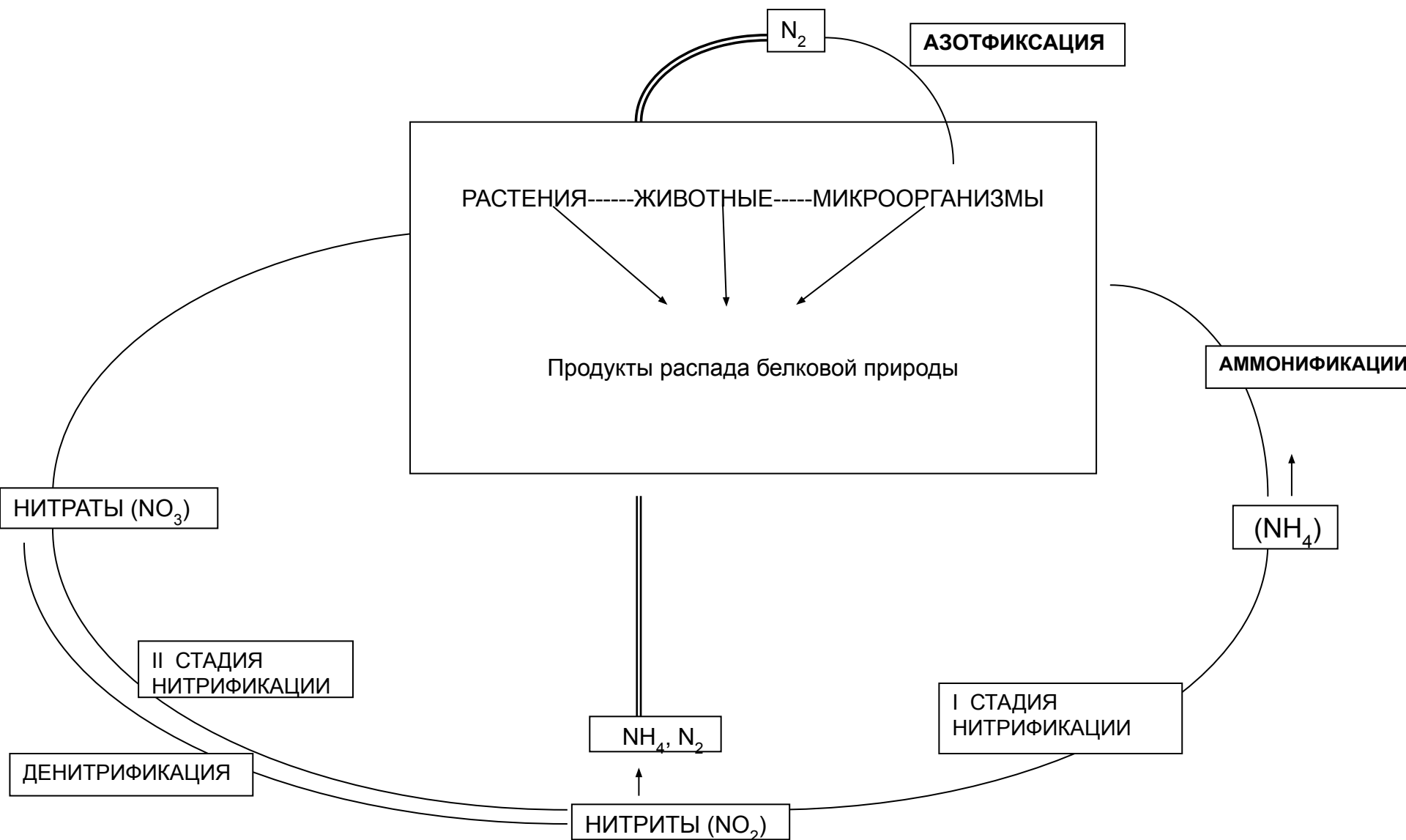
Основную массу органического вещества в океане создает фитопланктон — микроскопические взвешенные в толще воды водоросли — и [цианобактерии](#). За счет дальнейшего использования этого вещества существует в океане почти вся остальная жизнь. Однако распределение фитопланктона по акватории Мирового океана (такие карты сейчас получают с помощью спутников, дистанционно измеряющих концентрацию хлорофилла в поверхностных водах) крайне неравномерное. Огромные по площади области в тропических и субтропических районах характеризуются крайне низкой продуктивностью (рис. 1). Высокая же продукция (и биомасса) фитопланктона наблюдается только в Северной Атлантике, в северной части Тихого океана, в некоторых местах Южного океана (недалеко от Антарктиды), а также непосредственно около берегов всех континентов и в районах подъема глубинных вод — апвеллинга ([upwelling](#)). Основная причина крайне низкой продуктивности тропических вод — недостаточное количество азота и фосфора, элементов, абсолютно необходимых всем организмам.



С азотом ситуация иная. Этот элемент в молекулярной форме (N_2) присутствует в атмосфере, где его доля достигает 80%. И хотя подавляющему большинству в таком виде он недоступен, существует группа бактерий, способных его потреблять и переводить в форму, пригодную для использования другими организмами (см. [азотфиксация](#)). Фактически, вся жизнь на Земле существует за счет азота, связанного азотфиксирующими бактериями. В водной среде основные азотфиксаторы — это цианобактерии. За счет их деятельности океан поступает то количество атмосферного азота, которое соответствует доступному для фитопланктона фосфору. Иными словами, цианобактерии как бы «подстраивают» связывание азота под имеющийся фосфор. Когда же клетки планктонных организмов отмирают и разрушаются, то вода обогащается азотом и фосфором в соотношении Редфильда ($N : P = 16 : 1$).



Рис. 2. Это огромное, похожее на медузу, образование — сфотографированное из космоса скопление *Trichodesmium* — цианобактерий, играющих важную роль в связывании атмосферного азота в тропических областях. Снимок NASA сделан около Австралии (с сайта www.soes.soton.ac.uk)



Азотфиксаторы

- Свободноживущие: р. *Azotobacter*, р. *Bacillus*, р. *Clostridium*, р. *Klebsiella* и др.
- Симбионты: р. *Rhizobium*, р. *Beyerinkia*, р. *Frankia* и др.

Аммонификаторы

- Аэробы: р. *Bacillus*
- Анаэробы: р. *Clostridium*

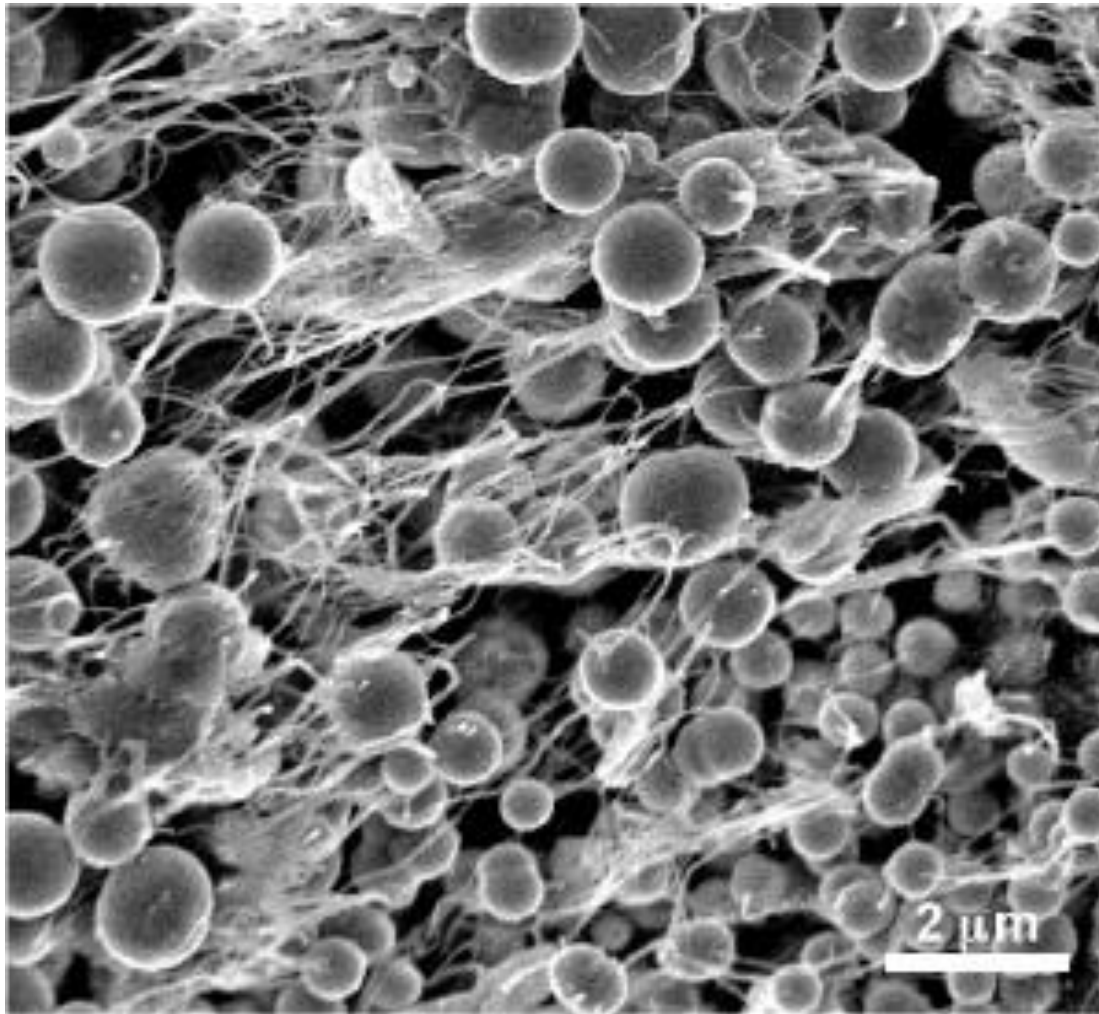
Нитрификаторы

- 1 стадии: р. *Nitrosomonas*, р. *Nitrosolobus*, р. *Nitrospira*, р. *Nitrosococcus*
- 2 стадии: р. *Nitrobacter*, р. *Nitrococcus*, р. *Nitrospina*

Денитрификаторы

- р. *Tiobacillus*, р. *Pseudomonas*, р. *Corinebacterium*, р. *Staphylococcus*, р. *Proteus*, р. *Escherichia*, р. *Bacillus* и др

S



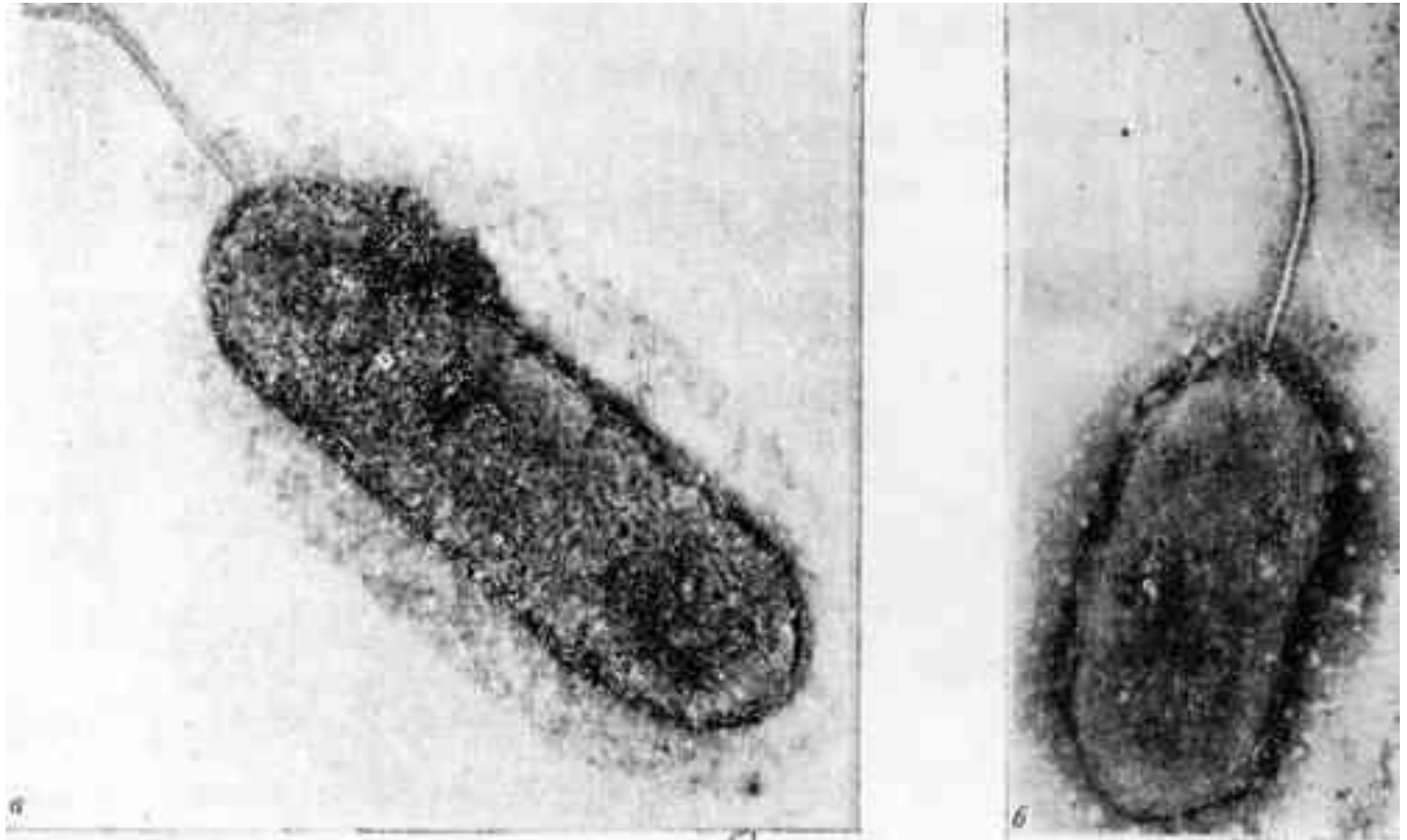
- Шарики цинка в пленке сульфатредуцирующих бактерий (они на фотографии выглядят длинными нитями). Шарики получаются за счет образования связей между наночастицами сернистого цинка и цистеинсодержащими пептидами, выделяемыми клетками.

- **Американские ученые доказали участие анаэробных бактерий в формировании цинковых рудных месторождений. Бактерии содержат белки, в которые входит цистеин. При распаде клеток богатые цистеином пептиды связываются с ионами цинка, и в результате получают сферические агрегаты сернистого цинка микронного размера. Частицы такого размера уже слишком большие, чтобы свободно выноситься водой за пределы бактериальной пленки.**

- доказано, что многие месторождения руд — золотых, железистых, марганцевых и т. д. — имеют биологическое происхождение.
- Рудные месторождения были некогда сконцентрированы микробами, постепенно осаждавшими на своих клеточных стенках ионы различных металлов. Это хорошо видно, если рассмотреть строение рудного вещества под микроскопом: становятся видны тельца, точь-в-точь такие, какими некогда были клетки микроорганизмов.
- Также в ходе своей жизнедеятельности микроорганизмы активно преобразуют соединения железа, серы, фосфора, образуя пириты, гетиты, фосфориты. Как это происходит, пока не очень понятно.
- Микроорганизмы участвовали и участвуют практически во всех геологических процессах, которые сформировали осадочный чехол нашей планеты.

- Оценить масштабы этой четырехмиллиардолетней деятельности пока никто не берется. Неизвестно даже, какие из областей приложения этих вселенских сил были самыми важными (кроме, конечно, создания фотосинтезирующими бактериями кислородной атмосферы).
- Между тем, зная механизм преобразования минералов микробами, можно было бы по внешнему виду минерала (в микромасштабе) и его составу отличить, создан ли минерал микроорганизмами или силами косной материи. Этот вопрос наиболее остро стоит, например, для марсианских минералов. Если бы удалось найти хоть какие-нибудь надежные признаки биологической активности в осадочных породах, то вопрос о жизни на Марсе был бы решен. Естественно, это касается и древней жизни на Земле.

Серные (тионовые) и сульфатредуцирующие бактерии	Форма, размер клетки (мкм)	Интервал pH среды	Окисляемый или восстанавливаемый субстрат	Тип месторождений
<i>Thiobacillus ferrooxidans</i>	Палочка с одним жгутиком, 0,4x(1–1,5)	1–5	S^0 , SO_3^{2-} , S^{2-} , S_2^{2-} , Fe^{2+}	Сульфидные и серные руды
<i>Thiobacillus thiooxidans</i>	Палочка со спиралевидным жгутиком (0,5–0,8)x1	1–5	S^0 , SO_3^{2-}	Преимущественно серные месторождения
<i>Thiobacillus thioparus</i>	Палочка с закругленными концами с полярным жгутиком. Длина до 1,5	3–10	S^0 , H_2S	То же
<i>Thiobacillus neapolitanus</i>	Палочка с одним жгутиком, 0,5x1	3–7	S^0 , H_2S , S_2^{2-} , Fe^{2+}	Преимущественно пиритизированные угольные руды
<i>Thiobacillus "y"</i>	Палочка с одним жгутиком, 0,5x1	5–9	S^0 , S^{2-}	Галенит-антимо-нитовые и висмутиновые руды
<i>Thiobacillus organoparus</i>	Палочка с закругленными концами с 1–2 субтерминальными жгутиками, (0,5–0,8)x (1–1,5)	2–5	S^0 , органические вещества	Серные руды
<i>Stibiobacter senarmontii</i>	Палочка с субтерминальным жгутиком 0,5x (0,5–1,8)	5–5,8	Sb^{3+}	Антимонитовые руды
Сульфитредуцирующие бактерии	Вибрионы, палочки	4–10	S^{+6} , органика	Сульфидные и серные руды



Тиобациллы (электронные микрофотографии): а – *Th. thiooxidans* (x90000), б – *Th. ferrooxidans* (x90000), (по: Пивоварова, Головачева, 1985)



Клетки Desulfovibrio

Распространенность микроорганизма *Th. ferrooxidans* в рудах некоторых месторождений (данные Н. Н. Ляликовой, С. И. Кузнецова, Г. И. Каравайко, А. И. Гольбрахта)

Месторождения	Температура-ра проб, °С	pH растворов	Eh	Кол-во клеток в 1 г руды
Медно-колчеданные месторождения				
Дегтярское (Ср.Урал)	10–21	2,2–3,0	0,50–0,78	10 ⁵ –10 ⁸
Блявинское (Ю.Урал)	10–12	0,7–1,7	0,54–0,78	10 ⁶
Кафансоре (Армения)	15–17	2,0–2,5	0,75–0,77	10 ⁵
Колчеданно-полиметаллические месторождения				
Квемо-Болнисское (Грузия)	–	3,2–4,5	0,48–0,62	10 ⁴ –10 ⁷
Маднеульское (Грузия)	–	2,5–3,7	0,52–0,72	10 ⁷
Николаевское (Вост.Казахстан)	–	2,5–5,0	-	10 ² –10 ⁵
Полиметаллические месторождения				
Садонская группа (Сев.Кавказ)	–	6–7	–	0–10
Садон	–	2–4	–	10 ² –10 ⁴
Худес		3–8	–	0–10 ³
Уруп				
Медные вкрапленные руды				
Коунрад (Центр.Казахстан)	–	3–4	–	10 ⁴
Пиритизированные породы (сланцы, глины)				
Черемшанское и Липовское месторождения (Ср.Урал)	10–15	3–4	0,58	10 ⁵
	–	4	0,68	10 ⁴
Медно-никелевые месторождения				
Кольская группа*	2–4	7–8	–	0–10 ²
Каула	2–4	6–8	0,20–0,40	0–10 ³
Ниттис-Кумужье	2–4	2,4–2,8	–	10 ³ –10 ⁴
Нюд	10–12	6,5–9,0	0,20–0,40	10–10 ²
Норильская группа				
Талнах				
Золото-мышьяковые месторождения				
Саяк, Бакырчик (Казахстан)	–	–	–	не обн.

P

Углерод, азот и фосфор соотносятся в веществе океанического планктона в среднем как 106 : 16 : 1. То есть, на 1 атом фосфора приходится 16 атомов азота и 106 атомов углерода. Это соотношение называют «соотношением Редфильда» ([Redfield ratio](#)) — по имени американского океанолога Альфреда Редфильда, выявившего его еще в 1930-х годах. «Соотношение Редфильда» — это удобная точка отсчета, позволяющая судить о том, какой конкретно элемент — азот или фосфор — ограничивает в том или ином месте развитие фитопланктона (углерод можно не принимать во внимание: его в океанической среде всегда более чем достаточно). Получив данные по концентрации *растворенного в воде* минерального, то есть пригодного для использования фитопланктоном, азота (обычно это NO_3^-) и фосфора (обычно PO_4^{3-}), исследователи сравнивают их количественное отношение с соотношением Редфильда (то есть с тем, что *в клетках*). Если $\text{N} : \text{P} > 16$, то, скорее всего, фитопланктон ограничен нехваткой фосфора, если $\text{N} : \text{P} < 16$, то нехваткой азота.

В масштабах сотен тысяч и миллионов лет фитопланктон ограничен фосфором. Фосфор не образует газообразных соединений и перемещается с суши в океан с потоками воды. При мощных оледенениях, сопровождающихся сильными понижениями уровня океана, донные отложения (в которых постепенно накапливается фосфор, находившийся в толще воды) оказываются на суше, а их последующая эрозия ведет к возвращению дефицитного элемента в океан. Организмы практически не могут повлиять на геохимический круговорот фосфора — им остается только экономно распоряжаться тем, что им достанется.

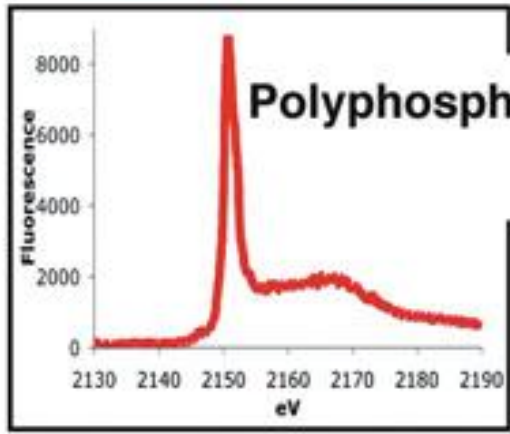
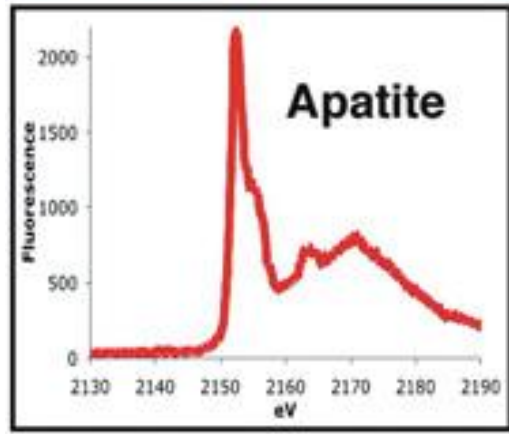
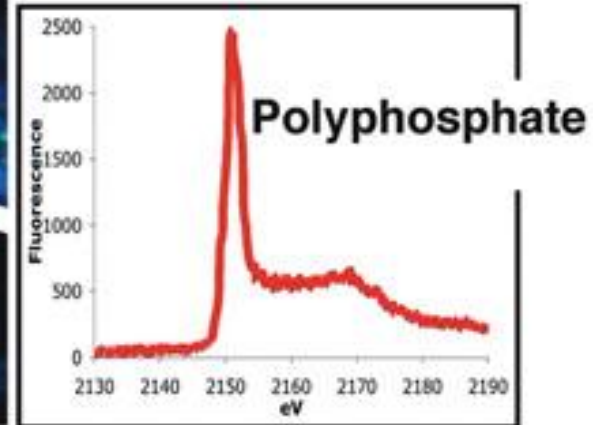
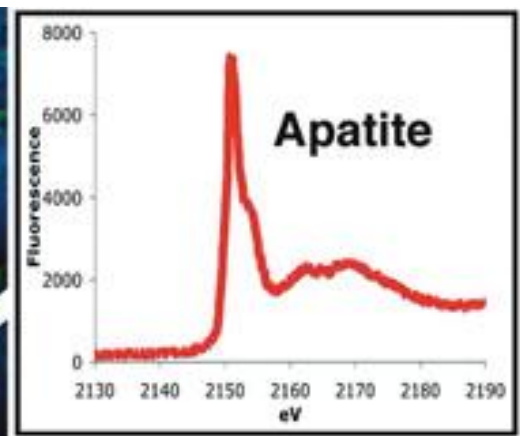
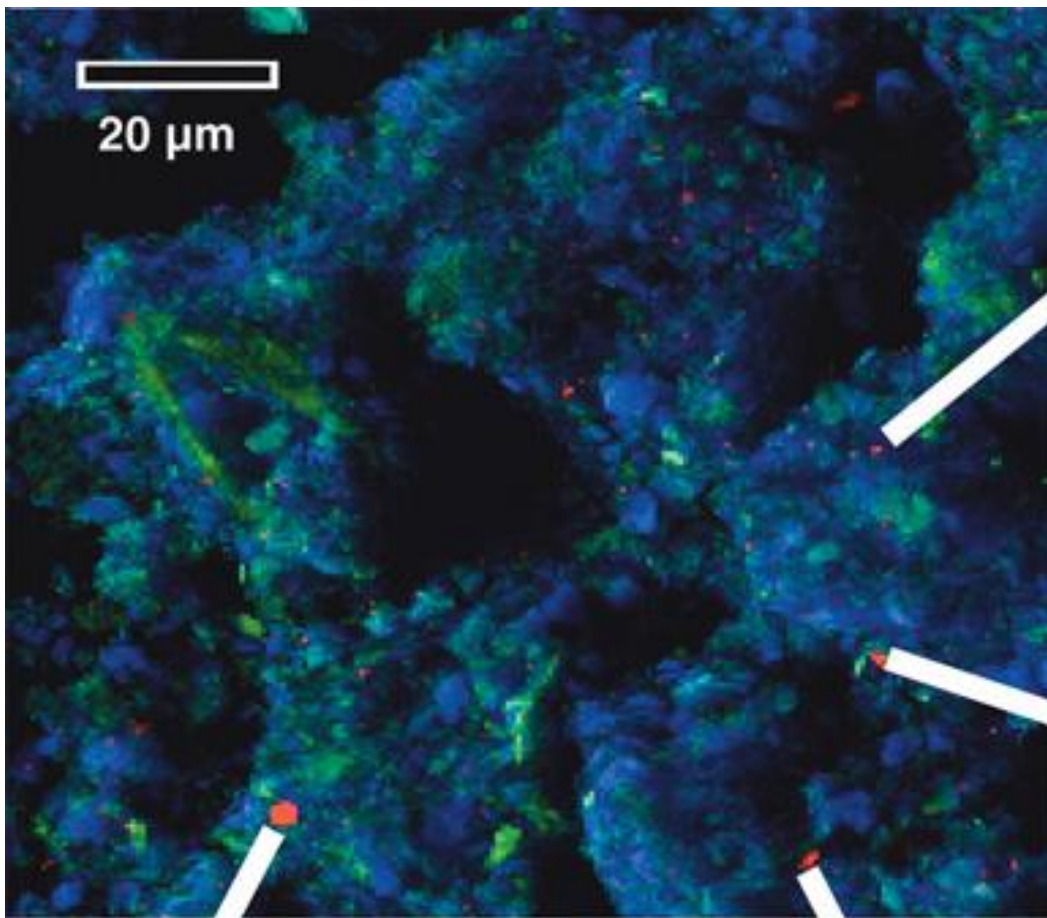
ФОСФОР

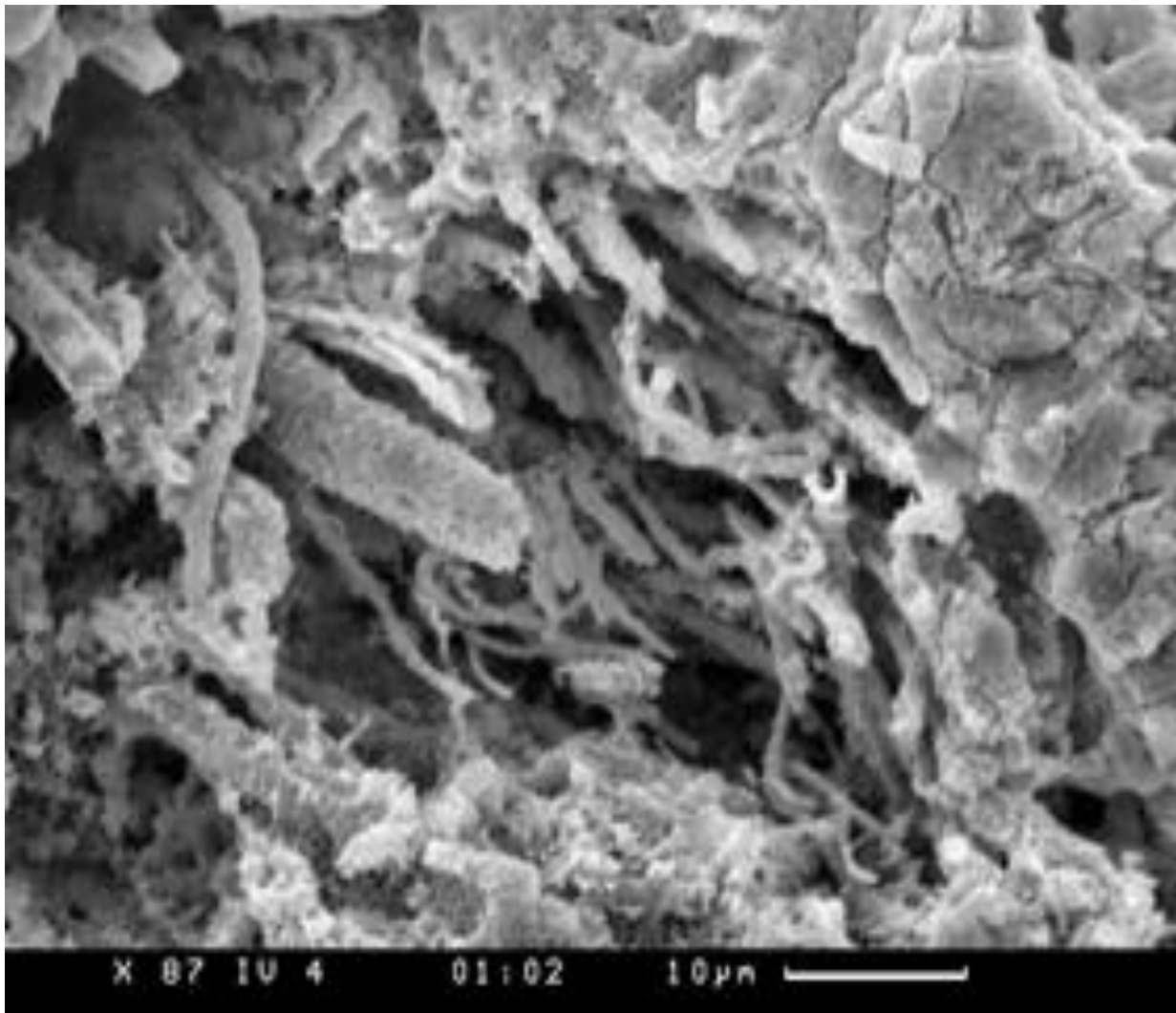
- Фосфор — один из важнейших «элементов жизни». Вместе с серой, железом и калием его присутствие предопределяет возможность обитания в тех или иных местах живых организмов. Если фосфора в среде мало, то никакой организм расти не сможет; ограничение по фосфору снижает [первичную продукцию](#) Фосфор — один из важнейших «элементов жизни». Вместе с серой, железом и калием его присутствие предопределяет возможность обитания в тех или иных местах живых организмов. Если фосфора в среде мало, то никакой организм расти не сможет; ограничение по фосфору снижает первичную продукцию (см. также [Primary production](#)), что означает уменьшение биомассы для всей трофической цепи. Для понимания продукционной возможности среды следует хорошо представлять

- Фосфор поступает в окружающую среду из земных недр с подземными флюидами и вулканической деятельностью.
- Далее в форме фосфатов (производных фосфорной кислоты) он утилизируется живыми организмами.
- Фосфор отмершего органического вещества может возвратиться в круговорот, но в конце концов трансформируется в нерастворимый фосфатный осадок. Состав осадков — нерастворимые соли кальция и марганца ([апатиты](#)). И можно даже не упоминать, что апатиты — это важнейшие полезные ископаемые, обеспечивающие сырьем химическую промышленность и сельское хозяйство. (<http://www.elementy.ru>)

- Развитие биоты в том или ином месте зависит от соотношения скоростей поступления фосфора и его осаждения. Оценить объемы поступления фосфора относительно просто — это поверхностный сток и подземные флюиды.
- А вот для оценки темпов осаждения фосфора хорошо бы знать участников этого процесса и механизмы осаждения.
- Как это ни удивительно, до настоящего времени нет определенного представления о том, как происходит осаждение фосфатов в природе. Теоретически, в природных условиях — при естественном соотношении ионов, анионов, кислотности — осаждения фосфора происходить не должно. Однако очевидно, что оно происходит — но как?

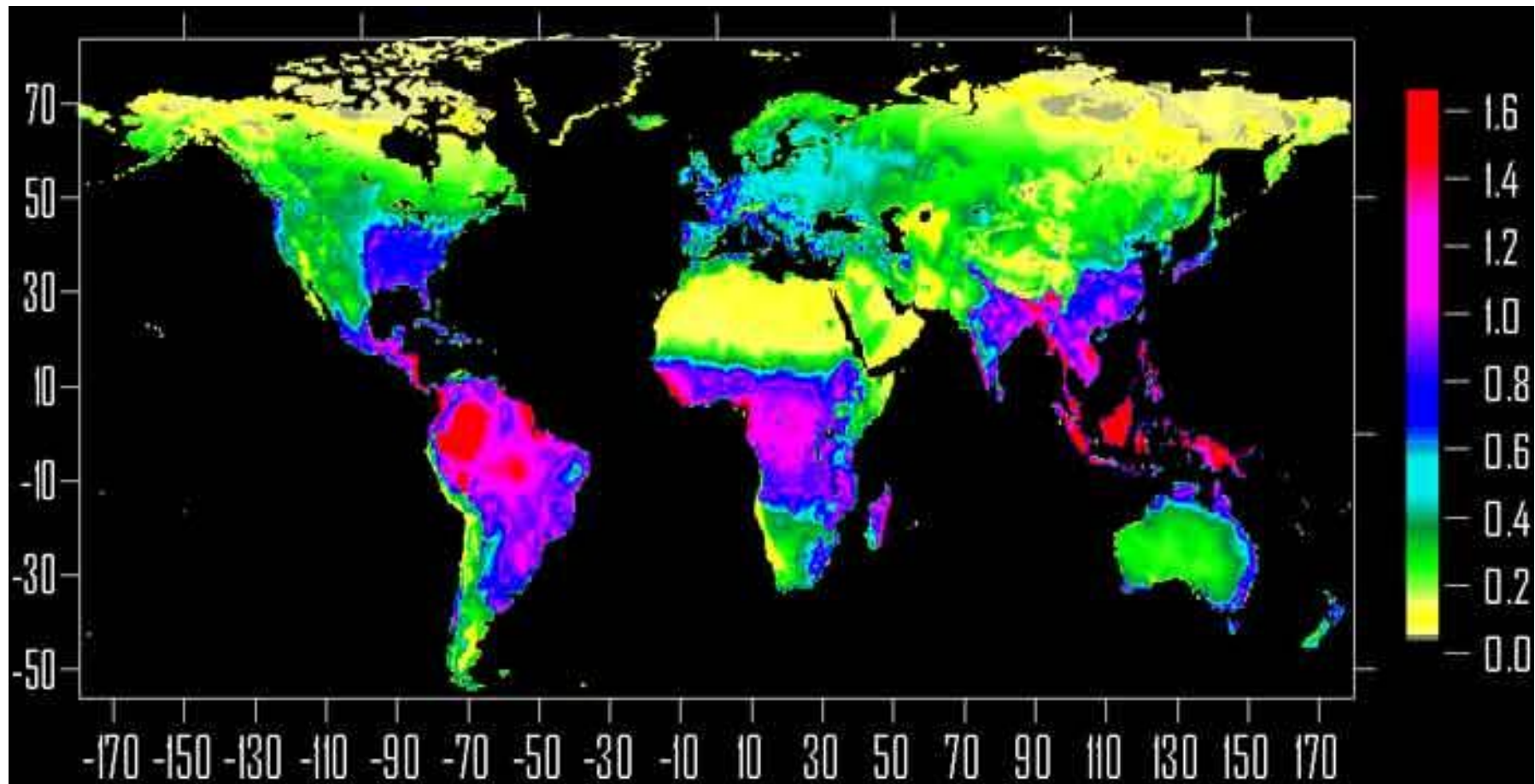
- По мнению американских специалистов, диатомовые водоросли концентрируют фосфор, переводят его в нерастворимую форму (это гранулы волютина внутри клеток - полифосфаты) и переносят в осадок. Далее геохимические процессы, идущие в морской воде, постепенно приводят к формированию апатитов. Глобальность процесса подчеркивается всесветным распространением диатомовых водорослей.
- Специалисты из институтов микробиологии РАН и палеонтологии РАН в ряде публикаций изложили описанный выше механизм осаждения фосфора при помощи концентрации полифосфата в волютиновых гранулах, но только при участии не диатомей, а цианобактерий. (540 млн лет)
- Даже у древнейших пропионовых бактерий в клетках накапливаются полифосфаты.



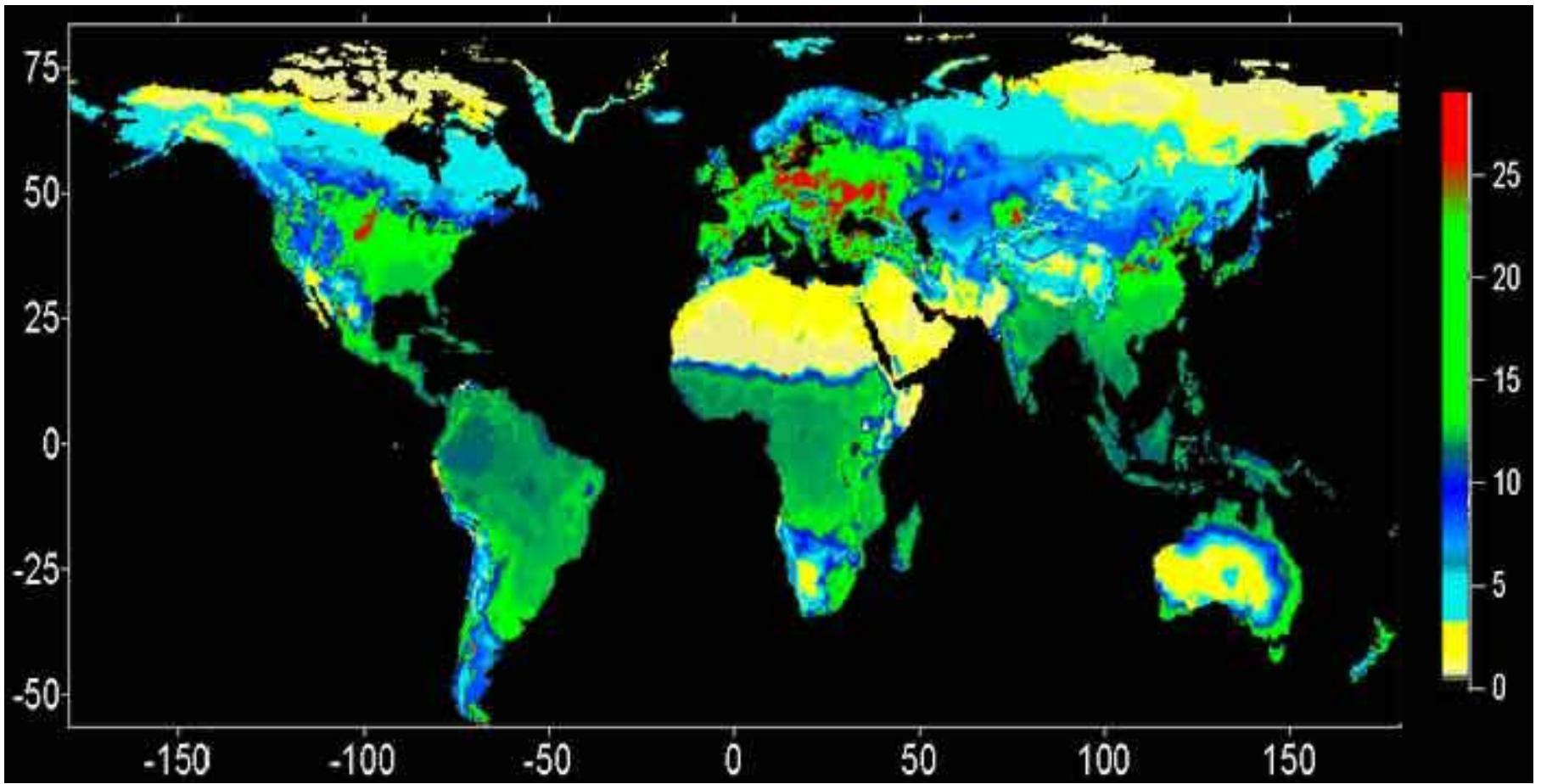


- Фосфориты озера Хубсугул (Монголия) сложены фоссилизированными нитями цианобактерий. Это очень серьезный довод в пользу биогенного происхождения месторождений фосфоритов. (Фото публикуется с любезного разрешения к. г.-м. н. Е. А. Жегалло - институт палеонтологии РАН)

- По данным микробиологических анализов торфа, в поверхностном слое число бактерий достигает 700 млн. в 1 г сырого торфа, на глубине 25—50 см — до 25 млн.



**Компьютерная карта годичной продукции растительности суши, кг С/(м² год)
(получено А.М. Тарко)**



Компьютерная карта гумуса почв, кг С/м² (получено А.М. Тарко)