



ЕКОЛОГІЯ МІКРООРГАНІЗМІВ

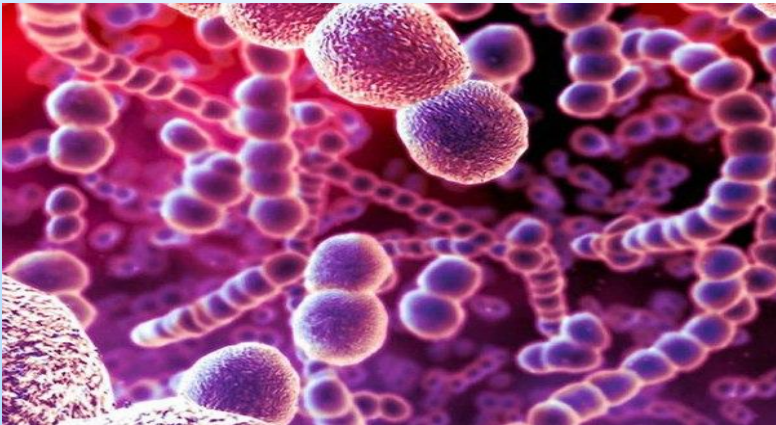


ЛЕКЦІЯ №3

Основні питання:

1. МІКРООРГАНІЗМИ ТА КРУГООБІГ РЕЧОВИН В ПРИРОДІ

- Загальні відомості про кругообіг речовин в природі.
- Кругообіг азоту.
- Кругообіг вуглецю.
- Кругообіг сірки.
- Кругообіг заліза.
- Кругообіг фосфору



- ❑ Постійна взаємодія абіотичних факторів і живих організмів екосистеми супроводжується безперервним кругообігом необхідних для життя хімічних елементів. Цей зв'язок між різними компонентами біосфери, рух органічних і мінеральних сполук, що постійно чергуються, називається **кругообігом речовин**.
- ❑ В кожній екосистемі відбувається кругообіг речовин як результат екофізіологічного зв'язку автотрофів і гетеротрофів. Різні види організмів із цих груп безперервно шукають і поглинають речовини, необхідні для їх росту, життєдіяльності і відтворення та відкладають у навколишнє середовище мінеральні і органічні речовини – продукти власного метаболізму.
- ❑ Всім живим істотам на Землі необхідні одні і ті самі хімічні елементи: N, C, H, O, S, P та ін. Серед більш ніж 90 елементів, які зустрічаються у природі, 30-40 необхідні живим організмам. Однак різні групи організмів потребують різні форми цих елементів.

Колообіг речовин –

це повторюваний процес взаємопов'язаного перетворення, переміщення речовин у природі, який має циклічний характер і відбувається за обов'язкової участі живих організмів

*Малий
(біологічний)*

Колообіг елементів,
необхідних для живої
клітини

*Великий
(геологічний)*

Циркуляція атмосферних
мас, води, продуктів
гірських порід

Біогеохімічний

Циклічне
переміщення
біогенних елементів

Мікроорганізми відіграють основну роль у кругообігу речовин, мінералізуючи органічні залишки і замикаючи, таким чином, біологічні цикли екосистеми.

Мікроорганізми розкладають ці значні обсяги органічних речовин, рослинні залишки, виділення і трупи тварин на розчинні, доступні для засвоєння рослинами мінеральні елементи або газоподібні сполуки, які повертаються в ґрунт, воду і атмосферу.

Із мінеральних сполук знову синтезується органічна речовина.

Трансформація органічних сполук та обмін газоподібних продуктів мікробного метаболізму супроводжуються взаємодією мікроорганізмів ґрунту з його первинними і вторинними мінералами.

Елементи, без яких неможлива життєдіяльність живого організму, називаються **біогенними**.

Насамперед це азот, вуглець, сірка, фосфор та близько 30 інших елементів.

З них деякі (вуглець, кисень, азот, фосфор, сірка) необхідні організмам у великих кількостях, це так звані макроелементи, інші – такі, як Na, K, Ca, Mn, Zn – у малих або навіть мізерних кількостях (мікроелементи). Хімічні елементи, в тому числі всі основні елементи протоплазми, в біосфері циркулюють за характерними більшою чи меншою мірою замкненими шляхами із зовнішнього середовища в організм, і навпаки. Ці шляхи називають **біогеохімічними циклами**.

Роль мікробіологічних процесів у кругообігу речовин у природі



Кругообіг азоту

- ❖ У природі постійно відбувається кругообіг азоту, в якому приймають участь рослини, тварини, мікроорганізми. Останні здійснюють мінералізацію мертвих залишків, переводять азот органічних речовин в мінеральну форму (амонійні солі, солі азотистої та азотної кислот, молекулярний азот і аміак), а також в органічні речовини своїх клітини. В цикл перетворення азоту входять реакції синтезу складних азотистих сполук і реакції мінералізації органічних азотовмісних речовин до мінеральних форм азоту.
- ❖ Цикл азоту складається з 4-х етапів:
 - I. Амоніфікація.
 - II. Нітрифікація.
 - III. Денітрифікація.
 - IV. Фіксація молекулярного азоту

Амоніфікація.

- ❖ Рослини у процесі своєї життєдіяльності можуть засвоювати тільки мінеральні форми азоту. Завдяки ґрунтовим мікроорганізмам відбувається мінералізація органічного азоту рослинних і тваринних білків з утворенням аміаку, а в кінцевому рахунку азоту. Цей процес отримав назву амоніфікації, або гниття, а мікроорганізми, що його викликають, називають амоніфікуючими.
- ❖ Отже, **амоніфікація** - це процес розкладу органічних азотовмісних сполук з утворенням аміаку. Амоніфікації підлягають речовини різної структури - білкові, аміоцукри, нуклеїнові кислоти, сечовина та інші.
- ❖ В амоніфікації приймає участь багато видів мікроорганізмів, але найбільш активну участь у розкладі білкових речовин приймають грампозитивні спороутворюючі палички, які відносяться до роду *Bacillus* (*B. subtilis*, *B. megaterium*), із безспорних до групи амоніфікаторів входять представники роду *Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Proteus*, *Arthrobacter*, *Mycobacterium*.

Atmospheric Nitrogen (N_2)

Plants

Assimilation

Denitrifying Bacteria

Nitrogen-fixing bacteria living in legume root nodules

Decomposers
(aerobic and anaerobic bacteria and fungi)

Nitrates (NO_3^-)

Ammonification

Nitrification

Nitrifying bacteria

Ammonium (NH_4^+)

Nitrites (NO_2^-)

Nitrogen-fixing soil bacteria

Nitrifying bacteria

На першому етапі білки поза мікробною клітиною розщеплюються бактеріальними протеолітичними екзоферментами, які каталізують розщеплення пептидних зв'язків, на окремі фрагменти - пептиди.

Останні поглинаються клітиною і розщеплюються внутріклітинними протеолітичними ферментами до окремих амінокислот. Подальше їх перетворення можливе двома шляхами:

1) амінокислоти використовуються безпосередньо у конструктивному метаболізмі для побудови білкових молекул;

2) амінокислоти служать основним матеріалом в енергетичних процесах;

В останньому випадку метаболізм білків починається з декарбоксилювання або дезамінування. В результаті декарбоксилювання амінокислот утворюється CO₂ та первинні аміни: **$R-CHNH_2 - COOH \rightarrow R-CH_2NH_2 + CO_2$** ;

Дезамінування - відщеплення аміногрупи від амінокислоти, яке призводить до вивільнення азоту у вигляді аміаку. Доля вуглеводного скелету амінокислоти при дезамінуванні різна.

Процес може відбуватись при допомозі молекулярного кисню:



При участі НАД- залежних дегідрогеназ:



У формі гідролізу:



Дезамінування, при якому відбувається окислення (1, 2) або гідролітичне (3) перетворення вуглецевого скелету амінокислот, отримало назву окисного та гідролітичного дезамінування відповідно.

При дезамінуванні деяких амінокислот (аланіну, аспарагінової, глютамінової кислот) утворюється α -кетокислоти (піровиноградна, α -кетоглутарова, щавелевооцтова), які є проміжними продуктами клітинного катаболізму. Більшість утворених при цьому органічних кислот піддається попереднім перетворенням, які призводять до появи сполук, здатних прямо включатись в основні катаболітичні цикли клітини.

Амоніфікацію нуклеїнових кислот викликають мікроорганізми, що продукують нуклеази. ДНК-ази і РНК-ази знайдені у багатьох мікроорганізмів, наприклад *B. megaterium*. При розкладі нуклеїнових кислот також вивільняється аміак.

Амоніфікацію сечовини здійснюють мікроорганізми, які продукують фермент уреазу.

Мікроорганізми, що розкладають сечовину, були відкриті у 1862 р. Л. Пастером і названі уролітичними. Останні мешкають у ґрунті, рубці жуйних тварин, стічних водах (*Micrococcus urea*, *Planosarcina urea*, *Bacillus probatus*).

- ❖ Процес амоніфікації у побуті відомий як гниття, оскільки в результаті нього відбувається накопичення продуктів, які мають специфічний запах: сірководню, метилмеркаптану, первинних амінів, відомих під назвою трупних токсинів.
- ❖ Роль амоніфікаторів в природі важко переоцінити. Вони здійснюють мінералізацію білків рослинних і тваринних залишків до CO_2 , NH_3 , H_2S . Аміак, що вивільняється при мікробному розкладі азотовмісних сполук, частково сполучається з кислотами з утворенням амонійних солей; частково використовується гетеротрофними мікроорганізмами, перетворюючись у мікробні білки; частина аміаку виділяється в атмосферу; частина окислюється до азотистої та азотної кислоти.

Нітрифікація

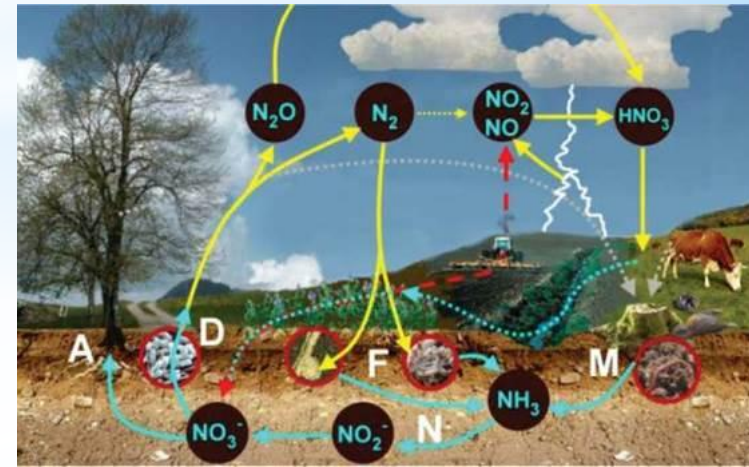
Окиснення аміаку до азотистої і азотної кислот здійснюється в процесі нітрифікації. Процес нітрифікації двохфазний. Кожна з фаз здійснюється специфічними групами бактерій. За С.М. Виноградським, першу фазу - окиснення амонійних солей до солей азотистої кислоти (нітритів) - здійснюють представники родів *Nitrosomonas*, *Nitrosocystis*, *Nitrospira*, *Nitrosovibrio*, *Nitrosolobus*.

$2\text{NH}_3 + 3\text{O}_2 \text{ --- } 2\text{HNO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} + \text{енергія};$

Другу фазу - окислення нітритів до нітратів - здійснюють бактерії роду *Nitrobacter*, *Nitrococcus*, *Nitrospina*.

$2\text{HNO}_2 + \text{O}_2 \text{ --- } 2\text{HNO}_3 + \text{енергія}.$

Всі нітрифікуючі бактерії об'єднані у родину *Nitobacteriaceae*, яка нараховує 7 родів.



Нітрифікатори обох фаз - облігатні аероби або мікроаерофіли, більшість облігатні автотрофи, їм не потрібна наявність органічних речовин, оптимальна температура їх розвитку 28-30 С, вони самі синтезують органічні сполуки з неорганічних, необхідну для цього енергію отримують в результаті реакцій окиснення.

Основним джерелом вуглецю для нітрифікуючих бактерій є CO₂ повітря, асиміляція якого здійснюється в циклі Кальвіна, а необхідна для цього енергія поступає в результаті окиснення аміаку.

- *Нітрифікація відбувається у ґрунті, озерах, морях, океанах. Нітрифікуючі бактерії поширені майже в усіх ґрунтах, в великій кількості вони зустрічаються в поверхневих горизонтах. Динаміка нітрифікації в ґрунті залежить від процесу амоніфікації. Будь-які ґрунтові умови, які гальмують утворення аміаку, затримують і нітрифікацію, оскільки цей процес може проходити лише при наявності амонійних сполук. Процес нітрифікації, з одного боку, забезпечує рослини азотом у доступній для них формі, з іншого - нітрати значно легше і швидше вимиваються з ґрунту, ніж амонійні солі. Тому інтенсивна нітрифікація може призводити до збіднення ґрунтів азотом.*

Нітрати, що утворилися, у ґрунті піддаються подальшим перетворенням:

- 1) вони можуть бути використані вищими рослинами;
- 2) можуть вимиватись у водойми;
- 3) використовуватись мікроорганізмами у якості джерела азоту;
- 4) відновлюватись мікроорганізмами до молекулярного азоту і аміаку.

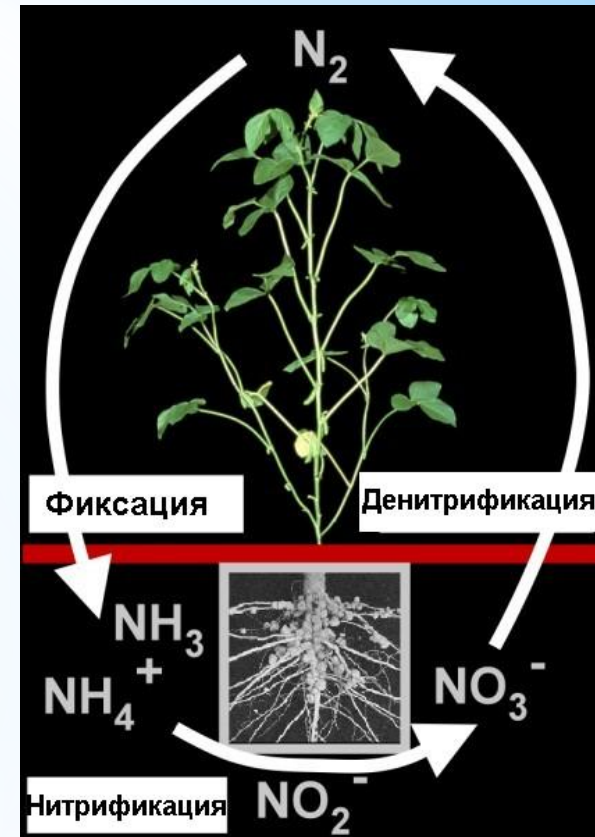
Денітрифікація.



Денітрифікацією в широкому розумінні - відновлення, в результаті якого азот переходить в менш окиснену форму, ніж в нітратах.

Денітрифікацією у вузькому розумінні називають відновлення нітратів до нітритів і далі до молекулярного азоту.

Цей процес призводить до втрати певної кількості ґрунтового азоту і поверненню його в атмосферу.



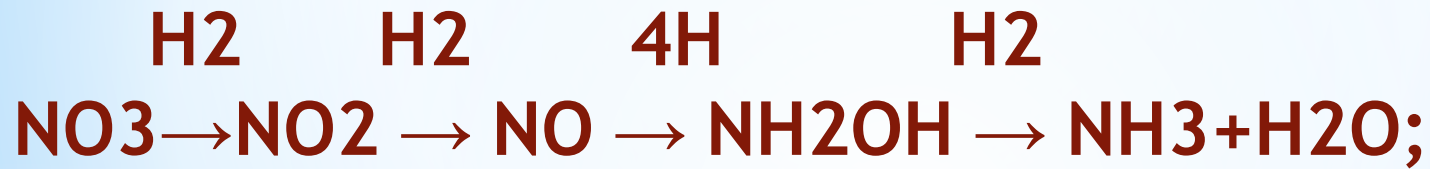
В залежності від того, які мікроорганізми приймають участь у процесі денітрифікації, розрізняють пряму денітрифікацію і опосередковану.

- ❖ **Пряма денітрифікація** здійснюється мікроорганізмами, які здатні відновлювати нітрати, використовуючи їх в якості акцепторів водню при окисненні органічних речовин. Здатністю до прямої нітрифікації володіють багато ґрунтових мікроорганізмів. Найбільш активними серед них є *Micrococcus denitrificans*, деякі бацили. **Мікроби-денітрифікатори мають дві системи денітрифікації: цитохромну (дисиміляційну) і флавопротеїдну (асиміляційну).**

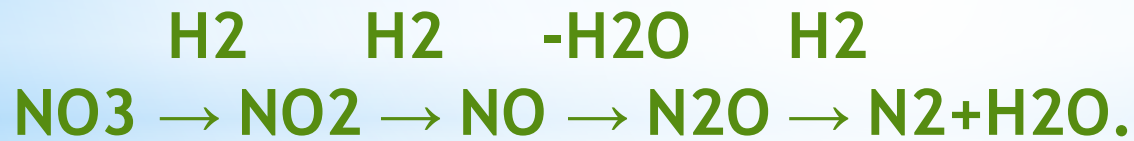
*Наявність цих двох систем забезпечує два шляхи відновлення нітратів: **асиміляційний (неспецифічний) і дисиміляційний (специфічний).***

Асиміляційна денітрифікація проходить з утворення аміаку, який асимілюється організмом і включається в метаболізм. Нітрати використовуються тут як джерело азоту.

Дисиміляційна денітрифікація здійснюється мікроорганізмами для отримання енергії і її кінцевим продуктом є молекулярний азот.



асиміляційна денітрифікація



дисиміляційна денітрифікація

- ❖ **Денітрифікуючі бактерії** належать до факультативно анаеробних видів, які переключаються на денітрифікацію тільки при відсутності кисню. В аеробних умовах ці мікроорганізми окиснюють органічні речовини. В клітинах денітрифікаторів є ферментативна система, яка активізує кисень нітратів, - нітратаза, і система, яка активізує молекулярний кисень. В анаеробних умовах функціонує перша ферментативна система, в аеробних - друга.

Опосередкована денітрифікація - чисто хімічний процес, реакція відновлення, яка проходить при взаємодії нітритів з аміносполуками, що утворюються в результаті життєдіяльності різних мікробів.

В результаті таких реакцій також утворюється молекулярний азот. Мікроорганізмам в цих реакціях належить опосередкована роль: вони утворюють речовини, що вступають у взаємодію - нітрити і аміносполуки.

Опосередкована денітрифікація проходить тільки у кислому середовищі, і значення її не суттєве.

Денітрифікації сприяє слабка аерація ґрунтів, висока вологість, наявність достатньої кількості органічних сполук.

Дисиміляційна денітрифікація приводить до збідніння водойм і ґрунтів зв'язаним азотом. Однак денітрифікацію не слід розглядати як процес, який завжди призводить до зменшення азоту в ґрунті.

Частина проміжних продуктів денітрифікації засвоюється рослинами. Відмічають позитивну роль денітрифікаторів у ризосфері рослин, враховуючи те, що останні здатні синтезувати речовини, які стимулюють ріст рослин.

Азотфіксація.

Зв'язаний азот – дефіцитний компонент біосфери, який обмежує ріст і утворення біомаси на суші і в морі. Так, джерелом азоту для рослин є мінеральний азот ґрунту, де його порівняно небагато - до 150 кг/га.

Значну часту азоту (у доступній для рослин формі) кожний рік виносять сільськогосподарські культури. За рахунок біологічної фіксації суттєво поповнюється азотний фонд ґрунту.

В результаті зв'язування N_2 бульбочковими бактеріями в симбіозі з рослинами родини бобових ґрунт щорічно збагачується азотом у кількості 100-200 кг/га.

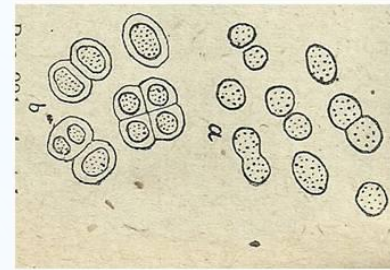
Молекулярний азот атмосфери не доступний вищим рослинам, його фіксують тільки прокаріоти. Мікроорганізми фіксують азот ґрунтового повітря, атмосфери, де вміст елемента складає 79 %.

Азотфіксуючі бактерії можна розділити на дві групи: вільноживучі і симбіотичні, які співіснують з вищими рослинами.

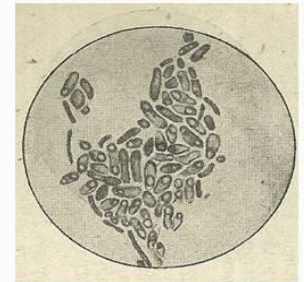
Вільноживучі азотфіксатори.

Класичні представники цієї групи мікроорганізмів - аеробні бактерії роду

Azotobacter і анаеробна паличка *Clostridium pasteurianum*.



Azotobacter chroococcum



Clostridium pasteurianum

Крім того, до вільноживучих азотфіксаторів належать синьо-зелені водорості, метанутворюючі, десульфатуючі бактерії, а також *Aerobacter*, *Achromobacter*.

Clostridium pasteurianum - бактерії, виділені С. М. Виноградським у 1893 р., представляють собою спороутворюючі грампозитивні анаеробні палички клостридіальної форми, що мають розміри 1,5.10 мкм, при утворенні спор потовщуються і набувають веретеноподібної форми, межі рН . 5,5-8,0. Широко поширений в усіх ґрунтах, особливо в погано аерованих.

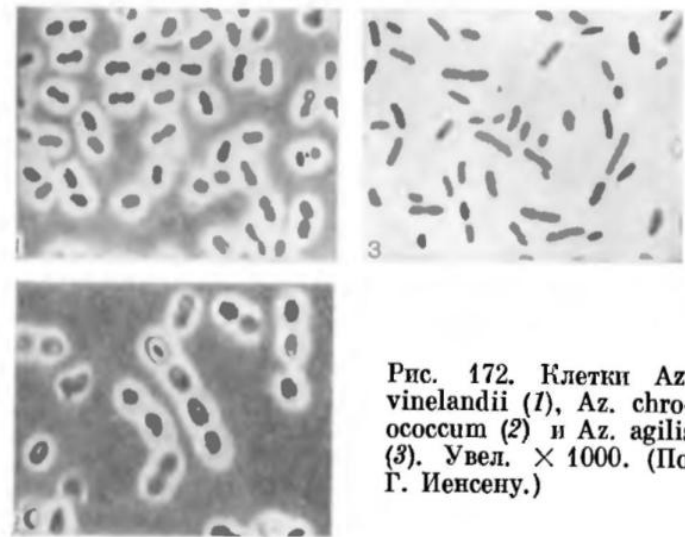
Характерна особливість азотобактера - різко виражений поліморфізм. Залежно від умов культивування клітини можуть мати найрізноманітніші форми - нитковидні, веретеноподібні, колбовидні. Для азотобактера характерно те, що він розвивається на безазотних мінеральних середовищах з утворенням слизистих опуклих колоній темно-коричневого кольору (*Azotobacter chroococcum*), жовтого (*A. vinelandii*) та інших кольорів.

При культивуванні на азотних середовищах втрачає здатність до азотфіксації. Оптимальна температура для розвитку - 28 С, мінімальна - 9-5 С, гине при нагріванні протягом 30 хв.

при 45-50 С. Оптимальна рН 7,2-7,4, діапазон рН 5,8-10. Суворий аероб.

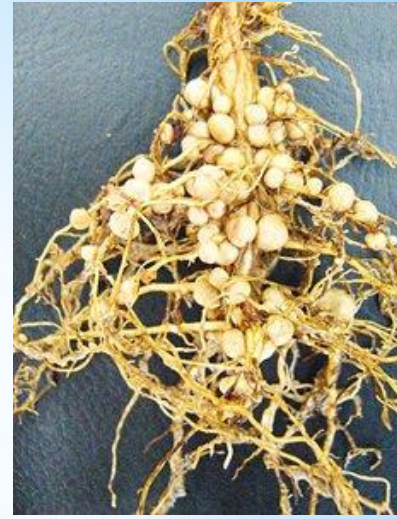
Джерелом вуглецю і енергії для азотобактера служать вуглеводи, спирти, органічні кислоти.

Джерелами азоту, крім молекулярного, можуть бути солі амонію, нітрити, нітрати, амінокислоти, сечовина



симбіотичні азотфіксатори - бульбочкові бактерії

Щорічно за рахунок азотфіксації бульбочковими бактеріями в ґрунт поступає 100-200 кг/га.



Механізм азотфіксації досить складний.

Біологічна азотфіксація азоту представляє собою ферментативний процес відновлення молекулярного азоту.

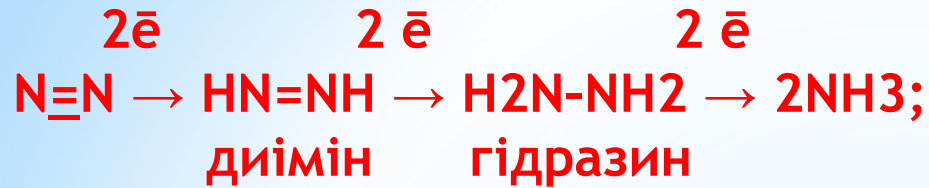
- ❖ Мікроби-азотфіксатори, не дивлячись на їх різноманітність, володіють однією ферментативною системою, яка отримала назву нітрогенази. Основна роль цієї ферментативної системи - активізація молекули азоту.
- ❖ Нітрогенази всіх відомих азотфіксаторів складаються з двох білків: молекула одного з них містить тільки атоми заліза (малий компонент - азофередоксин), молекула другого білка - атоми молібдену і атоми заліза (великий компонент - молібдофередоксин).
- ❖ В активації молекули азоту приймає участь молібден, а сполуки заліза виконують роль у переносі електронів. Для функціонування нітрогенази потрібна енергія АТФ, енергія розпаду якої використовується для відновлення азоту. Потреба в АТФ у азотфіксуючих мікроорганізмів значна.

* Симбіотичні азотфіксатори (бульбочкові бактерії)

Азотфіксувальні бактерії (*Rhizobium*) утворюють ендосимбіотичні взаємовідносини з бобовими рослинами. *Rhizobium* відновлює молекулярний азот - переводить у доступну для рослин форму – NH_3 . Бульбочка захищає ферментний **нітрогеназний комплекс** *Rhizobium* від інактивації киснем за допомогою *леггемоглобіну*.



процес відновлення N₂ до аміаку складається з трьох послідовних стадій відновлення:



Кисень репресує синтез нітрогенази. Її активність проявляється за низької концентрації кисню у газовому середовищі. Навіть аеробні азотфіксатори здійснюють процес фіксації азоту в мікроаеробних умовах, для створення яких у них наявні захисні пристосування.

Так, вільноживучий азотфіксатор *Azotobacter* утворює слиз, який попереджає проникнення кисню в клітини і сприяє створенню навколо них мікроаеробної зони.

У бульбочкових бактерій самі бульбочки - це структура, яка обмежує доступ молекулярного кисню.

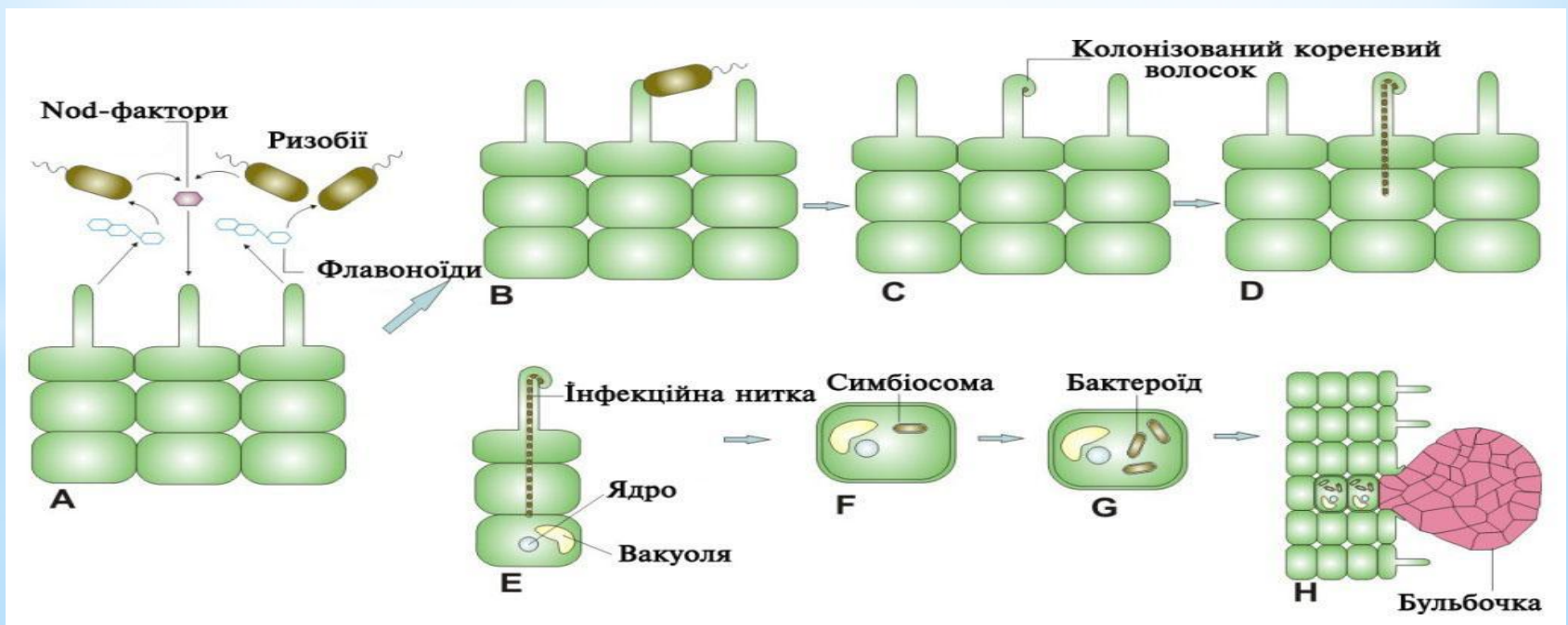
Цю ж функцію виконує і леггемоглобін, активно зв'язуючи кисень та контролюючи його потрапляння в бактероїди.

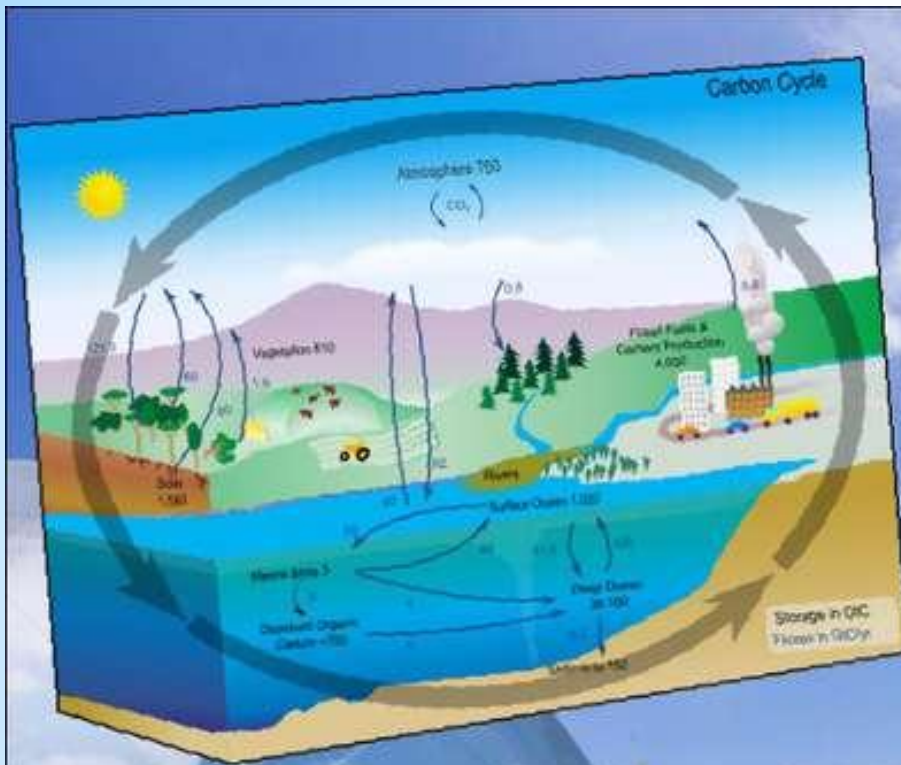
Сумарне рівняння реакції відновлення молекулярного азоту має такий вигляд:



Нітрогеназа відновлює не тільки азот, а й неспецифічні для неї субстрати: оксид азоту, ціаніди, ацетилен та ін.

Аміак, що утворився, реагує з кетокислотами бактерій, які, в свою чергу, перетворюються в амінокислоти.





Кругообіг вуглецю.

- Самий інтенсивний біогеохімічний цикл - кругообіг вуглецю. У природі вуглець існує в двох основних формах - в карбонатах (вапняках) та вуглекислому газі. Вміст останнього в 50 разів більше, ніж в атмосфері. Вуглець бере участь в утворенні вуглеводів, жирів, білків і нуклеїнових

Основна маса акумульована в карбонатах на дні океану, у кристалічних породах кам'яному вугіллі та нафті і бере участь в великому циклі кругообігу. Основна ланка великого кругообігу вуглецю - взаємозв'язок процесів фотосинтезу і аеробного дихання.

У малому циклі кругообігу бере участь вуглець, що міститься в рослинних



Кругообіг вуглецю починається з фіксації CO₂ зеленими рослинами та автотрофними організмами. Вуглеводи, які при цьому утворюються або інші вуглецевмісні органічні сполуки частково використовуються тими ж організмами для отримання енергії, при цьому продукт окислення - CO₂, виділяється в атмосферу.

Частина фіксованого рослинами вуглецю вживаються людиною і тваринами, які виділяють його у формі CO₂ в процесі дихання. Вуглець, що виділяється в результаті розкладання відмерлих рослин і тварин, окислюється до CO₂ і теж повертається в атмосферу.

Головна роль у поверненні вуглецю в атмосферу належить мікроорганізмам.

Розщеплення крохмалю. Крохмаль утворюється зеленими рослинами при асиміляції CO₂ і в ґрунт потрапляє у складі насіння, бульб і рослинних тканин.

Здатність до розщеплення крохмалю за допомогою амілолітичних ферментів притаманна багатьом видам бактерій. **Серед бактерій, що активно утворюють амілазу, відносяться *Bacillus macerans*, *Bacillus polymyxa*. Активними продуцентами амілаз є також цвільові гриби (*Aspergillus oryzae*).**

В анаеробних умовах розщеплення крохмалю здійснюється спороутворюючими мікроорганізмами роду *Clostridium*.

Спеціалізовані види його (*Cl. amyloviticum*) розщеплюють крохмаль до кислот, спиртів, газів.

- ❖ Розщеплення крохмалю мікробами починається з його гідролізу.
- ❖ Під дією ферменту амілази крохмаль перетворюється в декстрин, потім в мальтозу та ізомальтозу.
- ❖ Оцукрений крохмаль під дією мікробів в анаеробних умовах розкладається за одним із типів бродіння вуглеводів.
- ❖ В аеробних умовах крохмаль окислюється через ЦТК (цикл трикарбонових кислот) або пентозофосфатний цикл до CO₂.
- ❖ Розщеплення крохмалю мікроорганізмами застосовують в спиртовій і текстильній промисловості (видаленні крохмалю з текстилю), а також у хлібопекарстві.

- ❑ Розщеплення пектину здійснюється як аеробними, так і анаеробними мікроорганізмами. В аеробних умовах тут приймають участь *B.subtilis*, *B.mesentericus*, в анаеробних - *Cl. felsineum* та *Cl. pectinovorum*.
 - ❑ Вони синтезують три види екзоферментів, які руйнують пропектин до розчинного пектину; пектиназу, що гідролізує метилефірний зв'язок пектину з утворенням пектинової кислоти і метилового спирту; полігалактоуранази, яка руйнує зв'язки між структурними одиницями галактуранової кислоти, пектину або пектинової кислоти.
 - ❑ Продукти розпаду пектинової кислоти (галактоза, арабіноза та ін.) окислюються або зброджуються різними мікроорганізмами. При розщепленні пектину утворюються різні речовини: органічні кислоти (оцтова, масляна), гази (вуглекислота, водень), розчинники (ацетон, бутанол) та ін.
- Бродіння пектину має важливе практичне значення (вимочування льону, конопель, кенафу та інших прядильних культур).

Активну участь у розкладі пектинових речовин в аеробних умовах приймають деякі гриби - *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*, *Mucor*, *Cladosporium*.

Особливо велика роль їх у руйнуванні пектинових речовин у лісових ґрунтах, де гіфи грибів пронизують всю масу палого листя і швидко мацерують її. Здатністю розкласти пектинові речовини володіють бактерії і гриби, в першу чергу збудники захворювань рослин. Пектолітичні ферменти виявлені у бактерій роду *Erwinia*, деяких грибів роду *Fusarium*, *Botrytis*, *Aspergillus*.

Активні штами грибів застосовуються в промисловості для отримання пектолітичних ферментів, які застосовуються з метою очищення фруктових соків

- ❖ В аеробних умовах лігнін можуть розкладати багато представників класу *Basidiomycetes*. Наприклад, є дані про те, що при помірній температурі лігнін розкладають чимало видів вищих грибів. Лігнін розкладається також бактеріями і грибами родів *Alternaria*, *Fusarium*, *Trichoderma*, *Pseudomonas*, *Achromobacter*.
- ❖ Лігнін деполімеризується на прості ароматичні речовини за рахунок екзогенних ферментів мікроорганізмів.

Розклад лігніну у ґрунті відбувається набагато повільніше, ніж інших вуглецевих сполук.

Розщеплення целюлози

Целюлоза - найбільш поширена органічна речовина в природі.

До її складу входить понад 50 % усього органічного вуглецю біосфери.

Синтезують целюлозу переважно вищі рослини.

У деревині міститься понад 50 % целюлози, а у волокнах бавовнику - понад 90 %. За хімічною природою целюлоза являє собою полісахарид, молекула якого складається із залишків глюкози (від 300 до 3000), з'єднаних між собою 1,4-зв'язками. Молекули целюлози з'єднані у фібрили, які утворюють волокна, вкриті загальною оболонкою, просоченою воском і пектином.

Серед усіх полісахаридів клітковина найстійкіша щодо кислот і лугів; у воді не розчиняється, а тільки набухає.

- ❑ Розклад целюлози відіграє надзвичайно важливу роль, оскільки цей процес забезпечує повернення основної маси CO₂, необхідного для фотосинтезу, в атмосферу.
- ❑ З розкладом клітковини у ґрунті пов'язано його структурування й утворення гумусових речовин.
- ❑ Клітковину розкладають аеробні мікроорганізми (бактерії, актиноміцети, гриби) та анаеробні мезофільні і термофільні бактерії. Для цих мікроорганізмів характерна висока специфічність до цього полісахариду. Розклад целюлози відбувається як в аеробних, так і анаеробних умовах, у кислому або лужному середовищі, при низькій або високій вологості та температурі.

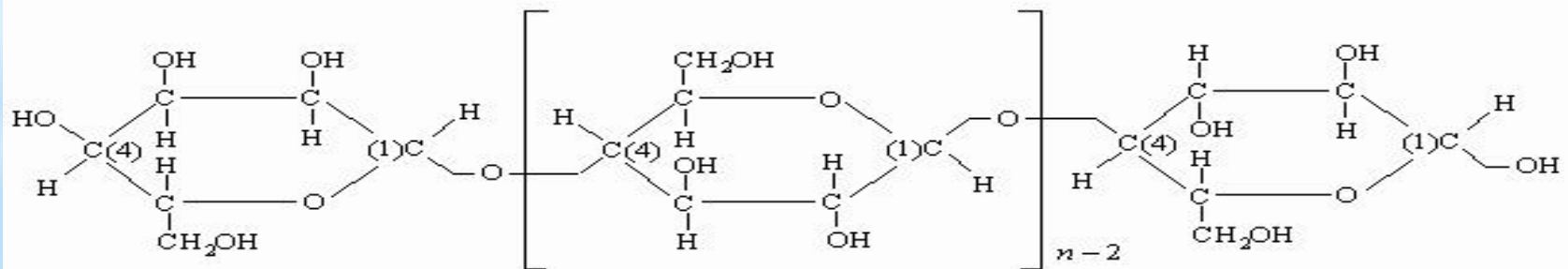


Рис. 1. СТРУКТУРА МОЛЕКУЛЫ ЦЕЛЛЮЛОЗЫ. Это длинноцепной полисахарид, состоящий из гликозидных остатков (n указывает на большое число таких остатков), связанных между собой эфирными мостиками (1,4-β-глюкозидными связями).

Існує аеробний і анаеробний шлях розкладу целюлози.

Аеробний шлях розщеплення целюлози.

- Група мікроорганізмів, що розкладає целюлозу, широко представлена в ґрунті, гної. До них належать представники родів *Cytophaga*, *Sporocytophaga*. У розщепленні целюлози також приймають участь міксобактерії, актиноміцети, гриби. Окремі види *Pseudomonas*, *Vibrio* і *Bacillus*, які живуть у ґрунтах, також можуть перетворювати клітковину. До актиноміцетів і грибів, що розкладають целюлозу в ґрунтах, належать представники родів *Streptomyces*, *Streptosporangium*, *Micromonospora*, *Aspergillus*, *Botrytis*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Rhizoctonia*, *Trichoderma* та інші. Всі продукти гідролізу целюлози окислюються аеробними бактеріями до CO₂. Слід відмітити значні масштаби аеробного розкладу целюлози і перевагу цього процесу у ґрунті над анаеробним розщепленням цієї сполуки.

- ❑ Анаеробний розклад целюлози здійснюють переважно бактерії роду *Clostridium*. Вони поширені в ґрунтах, гної, мулі, стічних водах та інших середовищах.
- ❑ Найкраще вивченим представником цього роду є *Clostridium omelianskii*, вперше виділений відомим російським мікробіологом В. Л.Омелянським у 1902 р. Це анаеробна, рухлива, спороносна бактерія, що має вигляд барабанної палички.
- ❑ До мезофільних бактерій, які руйнують клітковину, належить також *Clostridium cellobioparum*. Серед термофілів, температурним оптимумом для яких є температура близько 60 °С, слід згадати *C.thermocellum*.
- ❑ Дуже важливе значення мають бактерії, які розкладають клітковину в рубці жуйних тварин. Це специфічні кулясті та паличкоподібні облигатно анаеробні бактерії, які розкладають целюлозу кормів до глюкози.
- ❑ Найкраще вивченими представниками цієї групи бактерій є *Ruminococcus albus*, *Ruminococcus flavefaciens*, *Bacteroides succinogenes* та інші.

Розщеплення ксилану

- Серед вуглецевмісних речовин у природі друге місце за клітковиною посідає ксилан. Солома і луб містить його до 15-20 %.
 - Ксилан входить до складу клітинних оболонок і міжклітинної речовини рослинних тканин. Багато його міститься в деревині, соломі, качанах кукурудзи, горіхах і насінні.
 - У розкладі ксилану беруть участь набагато більше видів мікроорганізмів, ніж у розкладі клітковини. Це пов'язано з неоднаковим хімічним складом цих сполук у різних рослин.
 - Ксилан рослинних решток активно розкладаються грибами і аеробними та анаеробними бактеріями.
 - До них належать представники родів грибів (*Aspergillus*, *Rhizopus* та інші), актиноміцетів (*Streptomyces*), бактерій (*Bacillus*, *Clostridium*, *Cytophaga*, *Sporocytophaga*, *Vibrio* та інші).
- Ферменти, які каталізують розщеплення ксилану, називають ксиланазами.

Розщеплення вуглеводнів

- Мікробній деструкції піддаються також такі хімічно стійкі речовини, як парафін, каучук, нафта. Ці речовини використовуються мікроорганізмами як джерело енергії та вуглецю.
- Розклад вуглеводнів може здійснюватись багатьма бактеріями і грибами.
- Наприклад, у розкладі аліфатичних вуглеводнів приймають участь мікобактерії, нокардії, коринебактерії, а також дріждюподібні гриби роду *Candida*.

Кругообіг сірки

- ❖ У природі постійно відбуваються процеси перетворення сірки.

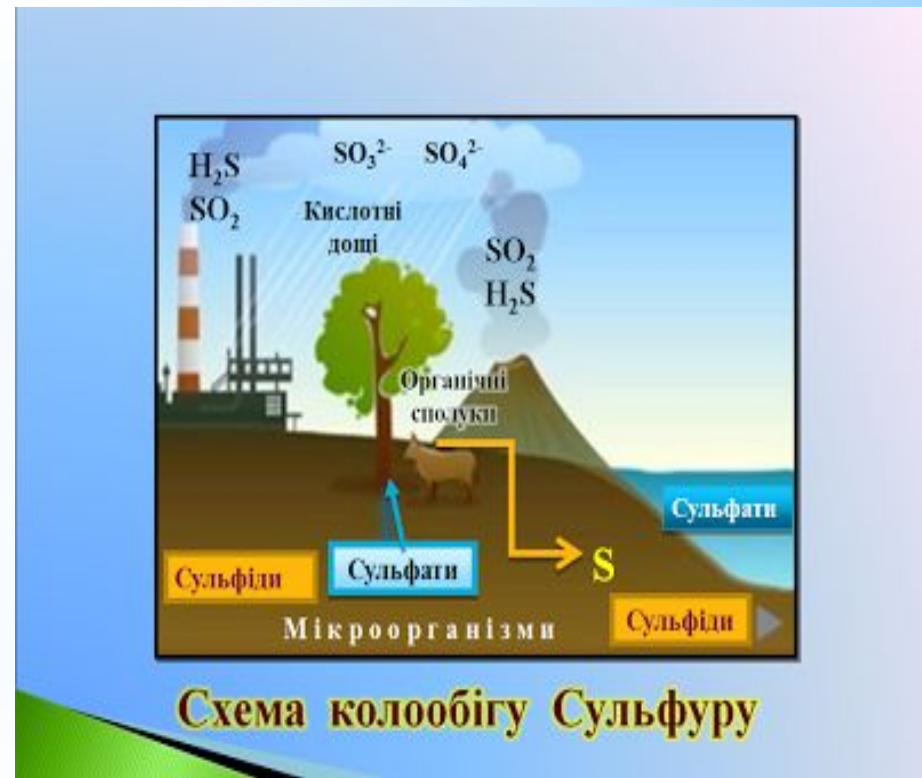
У живих клітинах сірка представлена, головним чином *сульфгідрильною групою сірковмісних амінокислот (цистеїн, метіонін, цистин)*.

- ❖ **Сульфат (SO₄)** - основна доступна форма сірки, яка відновлюється автотрофами і включається в білки. Рослини, поглинаючи сульфати, відновлюють їх з утворенням амінокислот, які містять сірку.

При анаеробному розпаді органічних сполук сульфгідрильні групи відщеплюються ферментами десульфуразами з утворенням сірководню.

Тому утворення сірководню в результаті мінералізації органічних речовин в анаеробних умовах називають десульфурациєю.

- ❖ Сірководень в аеробних умовах - нестійка сполука, яка перетворюється небіологічним шляхом в елементарну сірку або окислюється сіркоокислюючими тіобактеріями у сульфат.
- ❖ Значна кількість сірководню утворюється десульфатуючими бактеріями в процесі сульфатного дихання. Сірку, яка необхідна для синтезу сірковмісних амінокислот, рослини і мікроорганізми отримують в результаті асиміляційного відновлення сульфату. Тваринний організм отримує відновлені сполуки сірки з їжею



- В мінералізації сірки приймають участь неспецифічні гетеротрофні мікроорганізми. При цьому утворюються різні продукти - H_2S , меркаптани, мінеральна сірка і сульфати.

В розщепленні органічних сполук сірки в аеробних та анаеробних умовах приймають участь *Proteus vulgaris*, *Bacillus subtilis*, *Escherichia coli*, *Clostridium sporogenes*. При цьому утворюється H_2S за рахунок цистину або цистеїну, а гриби *Microsporium gypseum* та *Aspergillus niger* з цистину утворюють метилмеркаптани і сульфати.

Окиснення мінеральної сірки

- Описано багато представників різних груп бактерій, здатних здійснювати **сульфофікацію** - окиснювати відновлені сполуки сірки, наприклад сірководень, тіосульфат, молекулярну сірку.
- Це фототрофи, які здійснюють безкисневий фотосинтез, деякі типові гетеротрофні мікроорганізми родів *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Arthrobacter* та ін.
- Окиснення сірки та її відновлених сполук може служити джерелом клітинної енергії, електронів при фотосинтезі, використовуватись для детоксикації перекису водню, що утворюється в процесі дихання.

Тіонові бактерії

- Використовувати процес окиснення сірки та її відновлених сполук для отримання енергії здатні представники, що відносяться до групи тіонових бактерій, зокрема бактерії родів *Thiobacillus*, *Thiomicrospira*, *Thiodendron* та ін.
- Це одноклітинні мікроорганізми різної морфології та розмірів, є рухомі та нерухомі представники, безспоріві, розмноження здійснюється поділом або брунькуванням, грамнегативні.
- Для тіонових бактерій показана здатність окиснювати з отриманням енергії, крім молекулярної сірки (S), багато її мінеральних відновлених сполук: сульфід, тіосульфат, тритіонат, тетратіонат.
- Там, де в якості проміжного продукту окислення утворюється молекулярна сірка, вона відкладається поза клітиною. Повне ферментативне окиснення тіоновими бактеріями молекулярної сірки і її відновлених сполук призводить до утворення сульфату. Окислення сірководню до сульфату супроводжується втратою 8 електронів, які поступають у дихальний ланцюг, при цьому у якості проміжного продукту утворюється молекулярна сірка і сульфід. $H_2S \rightarrow S \rightarrow SO_3 \rightarrow SO_4$

Аеробні бактерії, що окиснюють сульфід S^{2-}

можна поділити на 2 групи:

1. **Тіонові бактерії**

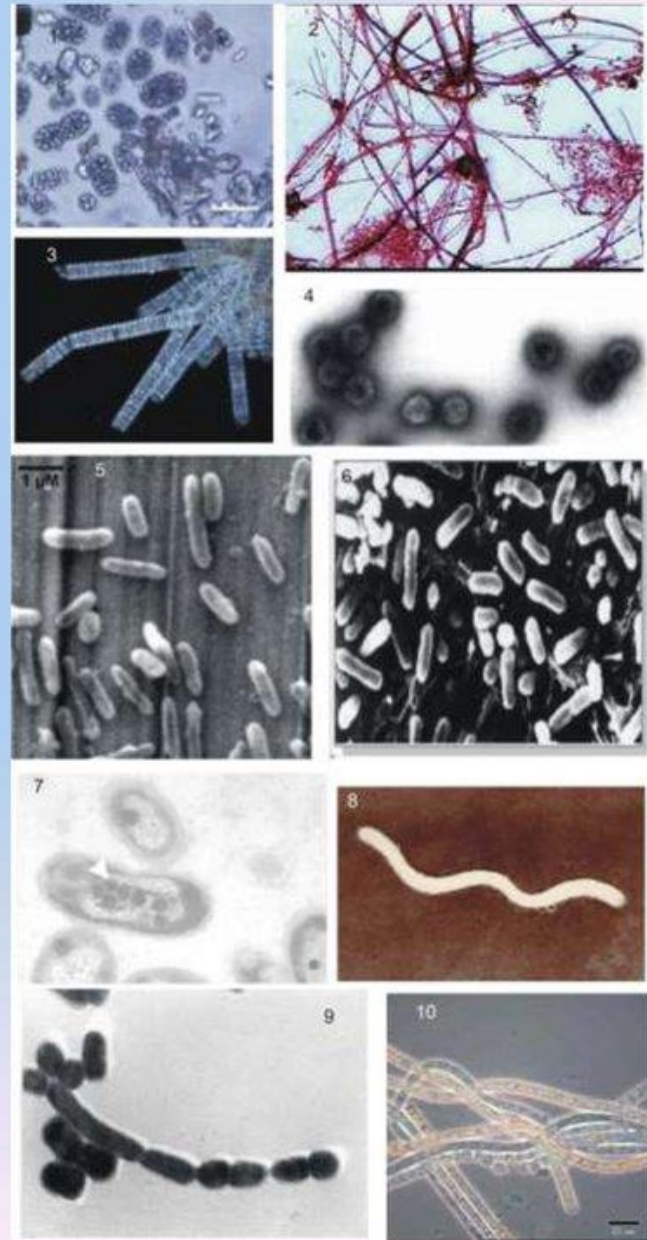
(хемолітотрофний метаболізм, не накопичують S^0)

Представники: *Thiobacillus* (4-6),
Thiomicrospira (7-8),
Paracoccus (9), *Thiodendron*

2. **Безколірні сіркобактерії**

(хемоорганотрофний метаболізм, накопичують S^0 в периплазмі)

Представники: *Achromatium* (1),
Macromonas, *Thiothrix* (2),
Thioploca (3), *Thiospirillopsis*,
Beggiatoa (10)



Тіонові бактерії пристосовані до різних умов існування. *Thiobacillus thiooxidans* та *T. ferrooxidans* - чітко виражені ацидофіли (оптимальні РФ 2 - 4), *T. denitrificans* та *T. thioparus* навпаки, розвиваються тільки в нейтральному та лужному середовищі (рН 7-10).

Більшість тіобацил відносяться до мезофілів з оптимальною температурою росту приблизно 30С.

В останній час описані термофільні штами, які ростуть при 60-70С. Серед них є термофіли, що ростуть при температурі вище 80С.

Значна кількість їх знаходиться в термальних водах вулканічного походження. Наявність мінеральної сірки поблизу вулканів і сірчаної кислоти у водних джерелах зумовлені діяльністю тіонових бактерій.

Безбарвні сіркобактерії нагадують ціанобактерії.

На основі морфологічних ознак вони поділяються на 2 групи: одна представлена одноклітинними формами (роди *Achromatium*, *Macromonas* та ін.), у складі іншої об'єднані нитчасті мікроорганізми (роди *Beggiatoa*, *Thiothrix*, *Thioploca*).

Одноклітинні безбарвні сіркобактерії - рухомі або нерухомі, різноманітні за розмірами та формою. Нитчасті мікроорганізми представлені також нерухомими або здатними до ковзного руху видами.

Єдина загальна ознака для групи - здатність відкладати сірку у периплазматичному просторі клітини.

Важлива фізіологічна особливість безбарвних сіркобактерій - утворення значної кількості перекису водню

Пурпурні сіркобактерії родини *Chromatiaceae* - відрізняються від безбарвних морфологією, наявністю пігменту і фізіологією.

Ця родина включає представників родів неоднорідних за морфологією - це палички, коки, спіралевидні та вібріоїдні бактерії, рухомі та нерухомі, з газовими вакуолями або без них.

Типовий рід *Chromatium*.

Пурпурні сіркобактерії не є спороносними. **Для пурпурних сіркобактерій основний спосіб існування - фотолітоавтотрофія. Всі представники цієї групи можуть рости в анаеробних умовах на середовищі з CO₂ в якості єдиного джерела вуглецю, використовуючи як донор електронів сульфід (H₂S).**

Багато видів може використовувати з цією метою молекулярну сірку, сульфід, тіосульфат, молекулярний водень.

Сульфід окиснюється поступово до молекулярної сірки або сульфату, при цьому глобули сірки відкладаються у периплазматичному просторі і інвагінатах цитоплазматичної мембрани.

Найкраще вивченими пурпурними бактеріями є представники роду ***Chromatium*: *Ch. okenii*, *Ch. weissei*, *Ch. buderi*, *Ch. minus*.**

- ❖ Використовувати сульфат як кінцевий акцептор водню при анаеробному диханні здатна лише невелика група мікроорганізмів, яка включає два роди *Desulfovibrio* та *Desulfatoculum*.
- ❖ Побічним продуктом такого дисиміляційного відновлення сульфату (або сульфатного дихання) є сірководень. Процес проходить в анаеробних умовах: у водоймищах на значних глибинах, в ґрунтах, насичених водою, торф'яниках.

Кругообіг заліза

- ❖ Здатність осаджувати окисли заліза та марганцю на поверхні клітин притаманна багатьом еубактеріям, що належать до різних таксономічних груп. У вивченні залізобактерій в останні часи досягнуті значні успіхи, пов'язані з отриманням чистих культур цих організмів.
- ❖ На основі морфологічних характеристик всі залізобактерії можна поділити на дві групи: *нитчасті та одноклітинні*.
- ❖ До першої групи відносять грамнегативні нитчасті бактерії, що оточені чохлом. Найбільше поширені представники родів *Leptothrix* і *Sphaerotilus*.

- ❑ Друга група залізобактерій включає одноклітинні організми із різних таксонів.
- ❑ Вона представлена грамнегативними або грампозитивними еубактеріями, що розмножуються поперечним поділом або брунькуванням. Клітини різної форми і розмірів, одноклітинні або формують скупчення, оточені капсулами, в яких відкладаються окисли заліза і марганцю. Мікроорганізми, що належать до цієї групи, поділяються на дві підгрупи, що відрізняються за типом метаболізму і відношенню до кислотності середовища.
- ❑ Перша підгрупа об'єднує залізобактерії, що ростуть у нейтральному та слабо лужному середовищі і характеризуються хемоорганогетеротрофним типом метаболізму. Представники підгрупи - вільноживучі мікоплазми, об'єднані в роди *Metallogenium*, *Gallionella*, *Siderococcus*.
- ❑ Для них притаманний поліморфізм: коковидні клітини, від яких можуть відходити тонкі нитки, пучки, переплетених довгих ниток і т.д. На поверхні ниток відкладаються окисли заліза (*Gallionella*, *Siderococcus*) або заліза і марганцю (*Metallogenium*).
- ❑ Ростуть в нейтральному або кислому середовищі. Деякі з них оліготрофи. Всі аероби або мікроаерофіли. Відкладання окислів заліза - результат хімічних реакцій або функціонування перекисного шляху і не має відношення до отримання клітинами енергії.

- ❖ Другу підгрупу складають аеробні ацидофільні форми. Оптимальні рН їх росту 2-3. В цих умовах Fe^{2+} у присутності O_2 стійкі до хімічного окислення.
- ❖ Для ацидофільних залізобактерій встановлена здатність отримувати енергію в результаті окиснення двохвалентного заліза. Основним представником залізобактерій з енергетичним метаболізмом хемолітотрофного типу є *Thiobacillus ferrooxidans*, що відноситься до групи тіонових бактерій і володіє здатністю отримувати енергію також в результаті окиснення різних відновних сполук сірки.

Кругообіг фосфору

Кругообіг фосфору значно відрізняється від циклів вуглецю та азоту. Цей елемент є одним з основних компонентів живої речовини. Його органічні сполуки відіграють важливу роль у процесі життєдіяльності живих організмів, входять до складу нуклеїнових кислот, складних білків, фосфоліпідів мембран, є основою біоенергетичних процесів.

Фосфор концентрується живою речовиною, де його майже в 10 разів більше, ніж у земній корі. На суші відбувається інтенсивний кругообіг фосфору в системі ґрунт - рослини - тварини - ґрунт.

Фосфор, як важливий і необхідний елемент протоплазми, циркулює, поступово переходячи із органічних сполук у фосфати, які знову можуть використовуватись рослинами.

Резервуаром фосфору є літосфера, де в основному зосереджені запаси цього елемента, доступні живим істотам.

Оскільки мінеральні сполуки фосфору важкорозчинні, і зв'язаний в них фосфор майже не доступний рослинам, останні використовують переважно його легкорозчинні форми, що утворюють при розкладанні органічних решток.

Природні сполуки фосфору



фосфати



Ф
О
С
Ф
О
Р
И
Т
И

- ❑ Активну участь у перетворенні органічних сполук фосфору беруть бактерії родів *Pseudomonas* і *Bacillus* (*B. megaterium*, *B. mesentericus*, *B. mycooides*), гриби з родів *Aspergillus*, *Rhizopus*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Trichothecium*, деякі актиноміцети й дріжджі .
- ❑ *Rhodotorula*, *Saccharomyces*, *Candida*, *Hansenula* та інші.
- ❑ Якщо простежити всі перетворення фосфору в масштабі біосфери, можна стверджувати, що його цикл не замикається.
- ❑ Щороку на добрива видобувають мільйони тонн фосфоровмісних порід.
- ❑ Значну роль у кругообігу речовин відіграють фосформобілізуючі мікроорганізми, які здатні перетворювати важкорозчинні фосфати ґрунту в легкорозчинні, доступні рослинам сполуки.

**Дякую
за увагу!**

