

## ЛЕКЦІЯ № 12

### Тема: Участь мікроорганізмів у кругообігу сірки й заліза. Метаногенез

#### План

1. Кругообіг сірки в природі.
2. Трансформація сполук сірки.
3. Перетворення сполук заліза.
4. Метаногенез.

#### 1. Кругообіг сірки у природі

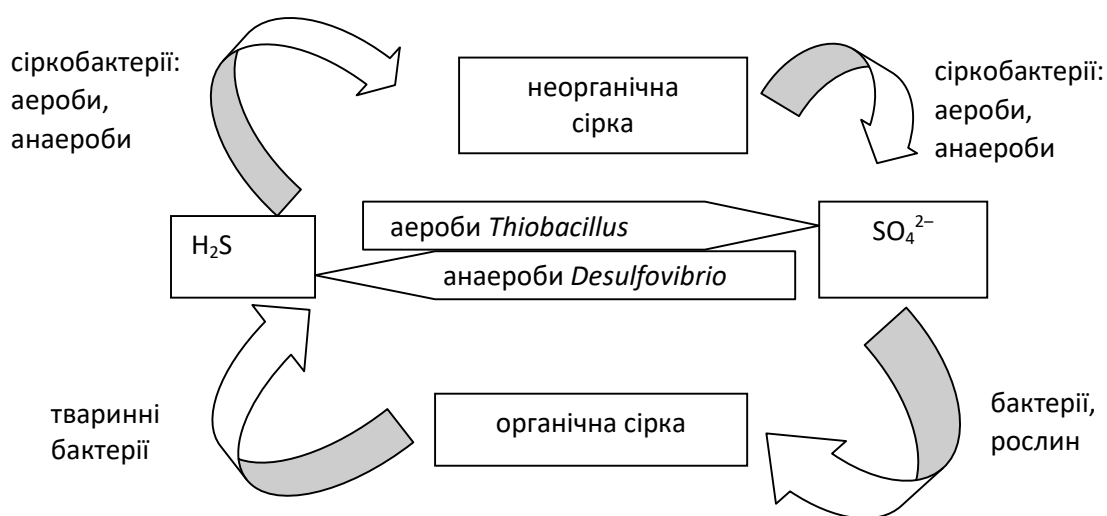
У природі постійно відбуваються процеси перетворення сірки. У ґрунті сірка перебуває у формі сульфатів, сульфідів і органічних сполук. Сірка входить до складу амінокислот метіоніну, цистеїну і цистину у вигляді сульфгідрильних (-SH) і дисульфідних (-S-S-) груп. Сірка входить до складу білків, коферментів, вітамінів.

Значна частина сполук сірки потрапляє в ґрунт у формі органічних сполук з відмерлими рештками, які разом із неорганічними формами сірки перетворюються мікроорганізмами у процесі їх життєдіяльності.

При нестачі сірки в ґрунті ріст і розвиток рослин пригнічується.

Разом із біологічним кругообігом сірки відбувається небіологічні перетворення сполук сірки (спалювання викопних видів палива, виверження вулканів). У атмосфері сірководень швидко окислюється киснем (атомарним, молекулярним) і озоном до  $\text{SO}_2$ , який, розчиняючись у воді, перетворюється на  $\text{H}_2\text{SO}_3$  або повільно окислюється до  $\text{SO}_3$  який, розчиняючись у воді, перетворюється на  $\text{H}_2\text{SO}_4$ . Частина сірчаної кислоти нейтралізується аміаком, що містить в атмосфері, а більша частина повертається на поверхню землі.

#### Колообіг сірки



## 2. Трансформація сполук сірки

### Окислення неорганічних сполук сірки.

Мікроорганізми, що беруть участь у процесах окислення сірки належать до чотирьох груп:

- 1) представники роду *Thiobacillus* – типові хемолітоавтотрофи;
- 2) нитчасті бактерії з родів р. *Beggiatoa*, р. *Thiothrix*, р. *Thioploca*;
- 3) фотосинтезуючі пурпурні та зелені сіркобактерії;
- 4) гетеротрофні бактерії з родів *Bacillus*, *Pseudomonas* актиноміцети, гриби.

Бактерії роду *Thiobacillus* поширені в ґрунтах. Нитчасті форми переважно мешкають у заболочених водоймищах і затоплених ґрунтах, де є відновлені сполуки. Фотосинтезуючі сіркобактерії зустрічаються у ставках, озерах, морських лагунах. Вони здатні окислювати тіофосфат, сірководень, сульфід, тетратіонати.

М. Бейерінк виділив їх до особливої групи з родовою назвою р. *Thiobacillus*. В.Л. Омелянський запропонував називати цю групу бактерій **тіоновими**.

**Тіонові бактерії.** Рід *Thiobacillus* об'єднує багато видів, більшість яких неспорові грамнегативні, рухливі, паличкоподібні, розміри – 1-3 мкм. Серед них є облигатні автотрофи (джерело вуглецю – CO<sub>2</sub>), факультативні автотрофи. Тіонові бактерії облигатні аероби, за винятком *Thiobacillus denitrificans*, який у присутності нітратів росте як анаероб. Сірка із середовища надходить у вакуолі цих бактерій, де відкладається, а за потреби може окислюватися.

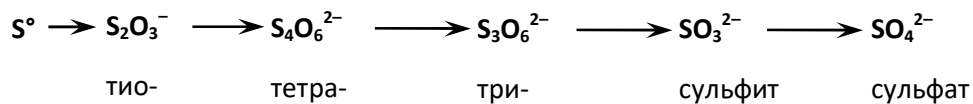
Представниками тіонових бактерій є:

*Thiobacillus thiooxidans* – мешкає у кислому середовищі з оптимумом рН 2,5

*Thiobacillus ferrooxidans* – облигатний автотроф, оптимальне рН середовища 2-4. За морфологією – короткі палички з полярно розміщеними джгутиками. Ці організми є одночасно і сірко- і залізобактеріями. Здатні окислювати практично всі відомі сульфідні мінерали.

До цієї групи належать представники рр. *Thiomicrospira*, *Thiodendron*, *Sulfolobus* (термофіли)

Гіпотетичний ланцюг:



**Ниткоподібні сіркобактерії.** Об'єднують роди р. *Beggiatoa*, *Thiothrix*, *Thioploca* тощо. На відміну від тіонових бактерій, окислюючи сірководень до елементарної сірки, здатні тимчасово відкладати її всередині клітин, а потім окислювати до сульфату.

Мешкають у забруднених водоймищах, сірчаних джерелах. Бактерії р. *Beggiatoa* не прикріплені до субстрату, р. *Thiothrix* – прикріплюються одним кінцем до субстрату.

Сполуки сірки здатні окислювати також *пурпурні і зелені сіркобактерії*.

**Пурпурні сіркобактерії.** Мають кулясту, паличкоподібну, зігнуту, звивисту форму. Неспорові, облигатні анаероби, фотолітотрофи. Розміри 1-10 мкм. Як джерело вуглецю використовують CO<sub>2</sub>. Окислюють сірководень і деякі інші сполуки. Окислюючи сірководень до елементарної сірки, відкладають глобули сірки в клітинах, які поступово перетворюються на сульфати, що поступово можуть виділятися назовні.

Представники – р. *Chromatium* (*Ch. okenii*, *Ch. minus* та ін.)

**Зелені сіркобактерії** – суворі анаероби, облігатні фототрофи, нерухливі, за морфологією поодинокі палички і вібріони, розмножуються поперечним поділом, часто утворюючи ланцюжки, оточені слизовими капсулами. Містять бактеріохлорофіли *c* або *d* та дуже рідко бактеріохлорофіл *a*. Здатні окислювати сірководень й інші сполуки сірки. Не містять крапель сірки у клітинах, а відкладають елементарну сірку поза клітиною.

**Хемоорганогетеротрофи.** Окиснювати сірку в присутності органічних речовин можуть гетеротрофні бактерії з родів *Bacillus*, *Pseudomonas*, актиноміцети, гриби (*Penicillium*, *Aspergillus*).

### Відновлення неорганічних сполук сірки

**Сульфатредукція** (сульфатне дихання) – процес відновлення сполук сірки до сірководню. Здійснюється строгими анаеробами – сульфатредукуючими бактеріями.

Бактерії, що викликають цей процес поділяють на два роди: неспорові (*Desulfovibrio*) і спорові (*Desulfotomaculum*).

Середовищем мешкання сульфатредукуючих бактерій є лимани, моря, затоплювані ґрунти без доступу кисню.

Представники роду *Desulfovibrio* грамнегативні, вигнуті палички або S-подібні, що мають полярні джгутики. Облігатні анаероби, мезофіли (температурний оптимум – 30°C). Типовий представник – *Desulfovibrio desulfuricans*.

Бактерії роду *Desulfotomaculum* – утворюють спори, грамнегативні, прямі або вигнуті, перитрихії, облігатні анаероби. Живуть у геотермальних водах, кишечнику комах, рубці жуйних. *D. nigrificans* здатен рости при 55°C.

Сульфатредукуючі бактерії є спеціалізованою групою, яка використовує сульфат як акцептор водню в анаеробних умовах для окислення органічних сполук. При цьому водень переноситься на окислені сполуки сірки – сульфати, сульфіти, тіосульфати, які потім відновлюються до H<sub>2</sub>S.

Процеси відновлення сірки мають велике значення для життя в ґрунті і водоймах, адже вони супроводжуються нагромадженням великої кількості сірководню.

Сульфатредукуючі бактерії беруть участь як в утворенні родовищ сірки, так і сульфідних руд.

### 3. Перетворення сполук заліза

**Залізобактерії.** Термін «залізобактерії» застосував С.Н. Виноградський для позначення організмів, що використовують енергію окислення Fe<sup>2+</sup> → Fe<sup>3+</sup> для асиміляції CO<sub>2</sub>, тобто здатних існувати хемолітоавтотрофно. Ним було відкрито, а М.Г. Холодним ґрунтовно вивчено різноманітні за морфологією мікроорганізми, які здатні окислювати неорганічні сполуки заліза в болотах, в озерах, дренажних трубах з утворенням охристих осадів.

Г.О. Заварзін вважав, що залізобактерії не можна розглядати як таксономічну одиницю: це організми, які різноманітні не тільки за морфологією, а й за своєю фізіологією. Залізобактерії – це фізіологічне й екологічне поняття.

Серед залізобактерій є *типові автотрофи*, що існують за рахунок енергії, що утворилася при окиснення оксиду заліза (II) або марганцю в оксид (III); інші – здатні також окислювати органічні сполуки.

Х. Мілош до залізобактерій відносив усі організми, що відкладають навколо клітин окисли заліза або марганцю незалежно від того, чи пов'язаний цей процес із фізіологічними функціями організму

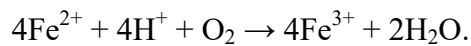
Нагромадження навколо клітин заліза й марганцю відбувається внаслідок різних процесів:

1) Fe і Mn утворюють *хелатні комплекси* з органічними речовинами, які потім використовуються деякими видами залізобактерій, при цьому окислені Fe і Mn звільняються й випадають в осад.

2) Концентрування навколо клітин Fe і Mn можливо на основі відмінностей електричних зарядів іонів металів і клітинної поверхні, що має сумарний негативний заряд.

3) Відкладання окислів Fe і Mn навколо клітин може бути результатом реакції цих іонів із продуктами метаболізму бактеріальної клітини, зокрема з  $H_2O_2$ , яка виділяється із клітини й накопичується в капсулах або чохлах у нейтральному і слабкокислому середовищі. Фізіологічний сенс процесів окислення іонів Fe і Mn за участю перекису водню – детоксикація шкідливого продукту.

4) Існують мікроорганізми, у яких окислення Fe пов'язане з одержанням енергії:



Представники: *Thiobacillus ferrooxidans* – хемолітоавтотроф, живе в кислих рудничних водах (рН=2,5), що містять пірит ( $FeS_2$ ).

*Sulfolobus acidocaldarius* – термофіл.

*Leptospirillum ferrooxidans* – окислює тільки залізо і не окислює сірку.

До залізобактерій належить рід *Gallionella* (представник – *G. ferruginea*), паличковидні або бобовинні клітини яких розташовані на довгих спірально перекручених стебельцях.

Характерним представником нитчастих залізобактерій р. *Leptothrix* є *L. ochracea*, який утворює чохол з гідроксиду заліза, що вкриває всю нитку. З відкладанням гідроксиду заліза чохол потовщується, що утруднює доступ до клітин оксиду (II) заліза, кисню і оксиду вуглецю. Бактерії виповзають назовні й утворюють нові чохлаи, а порожні чохлаи скупчуються на дні водоймища, утворюючи охристий осад. Марганець окислює *Leptothrix discophorus*.

**Вилуговування металів з руд.** Здатність ацидофільних бактерій, що окислюють сірку й залізо, перетворюючи сульфідів й сірку у водорозчинні сульфати важких металів. Використовують для вилуговування бідних руд з метою одержання міді, цинку, нікелю, молібдену, урану. Широко застосовують для одержання металів з відвалів породи. Існують спроби здійснювати підземний гірський промисел.

Через руду пропускають воду, насичену киснем і суспензією клітин *Thiobacillus ferrooxidans*, *Th. thiooxidans*. У руді є  $FeS_2$ ,  $ZnS$ ,  $PbS$ ,  $NiS$ ,  $MoS_2$ ,  $CoS$ ,  $CuS$ . Потім розчин із сульфатами цих металів концентрують і метали осаджують.

Розчинення сульфідів важких металів відбувається завдяки спільній дії багатьох процесів:

1) бактеріального окислення відновлених сполук сірки, або елементарної сірки до сірчаної кислоти;

2) бактеріального окислення  $Fe^{2+}$  до  $Fe^{3+}$ ;

3) хімічного окислення нерозчинних солей важких металів до розчинних сульфатів.

#### 4. Метаногенез

Метаногени – це група мікроорганізмів, здатних використовувати вуглекислий газ як кінцевий акцептор електронів при окисненні молекулярного водню (карбонатне дихання).

Припущення про бактеріальне походження  $\text{CH}_4$  було висловлено ще в 19 столітті. Однак з'ясування даного питання затягувалося через неможливість виділити метанові бактерії в чисту культуру. Хангейт розробив методи культивування анаеробів:

- 1) принцип видалення кисню з газів;
- 2) попереднє відновлення середовищ.

Метаноутворюючі бактерії – морфологічно дуже різноманітна група, об'єднана двома загальними ознаками:

- 1) облігатний анаеробіоз;
- 2) здатність утворювати метан.

Баркер Х. А. (1956 р.) прийняв у якості домінуючої ознаки утворення  $\text{CH}_4$ . Об'єднав у 3 роди родини *Methanobacillaceae*. Зараз виділяють 7 родів і 10 видів у чистій культурі: *Methanosarcina*, *Methanospirillum*, *Methanobacterium*, *Methanogenium*.

Специфічність групи – відсутність у клітинних стінках мурамової кислоти й D-амінокислот. Клітинна стінка буває трьох типів:

- 1) містить пептидоглікан особливої хімічної будови – псевдомуреїн;
- 2) з білкових глобул;
- 3) гетерополісахаридної природи.

Під електронним мікроскопом клітинна стінка близька за будовою до клітинної стінки грампозитивних бактерій. Специфічність ліпідів у тому, що вони побудовані з полярних ліпідів і простих ефірів: із гліцерину й  $20\text{C}$  спирту. Складні ефіри відсутні. Запасних продуктів у вигляді гранул полі- $\beta$ -оксимасляної кислоти або глікогену не виявлено. Більшість метаногенів має температурний оптимум  $35\text{--}40^\circ\text{C}$ , проте існують види, здатні існувати при температурі від  $65\text{--}70^\circ\text{C}$  и  $20\text{--}25^\circ\text{C}$ . Усі метаногени – нейтрофіли:  $\text{pH}=6\text{--}8$ . У якості джерела вуглецю більшість використовують вуглекислий газ, деякі формиат, метанол, ацетат.