

ЛЕКЦІЯ № 11

Тема: Перетворення мікроорганізмами сполук вуглецю

План

1. Процеси трансформація вуглецевмісних речовин.
2. Трансформація целюлози, геміцелюлози й крохмалю.
3. Трансформація лігніну й пектину.
4. Трансформація вуглеводнів.

1. Процеси трансформації вуглецевмісних речовин

Вуглець – основний будівельний елемент, що входить до складу всіх органічних сполук. Процеси трансформації вуглецевмісних речовин об'єднують у єдиний цикл усі живі організми планети. У циклі трансформації вуглецевмісних речовин можна виділити дві основні ланки.

Першою ланкою є фіксація вуглекислого газу атмосфери й відновлення його до органічних сполук у процесах хемосинтезу й фотосинтезу. Головна роль в утворенні органічних сполук у процесі фотосинтезу належить рослинам, хоча синьо-зелені водорості й фотосинтезуючі бактерії теж вносять свій внесок в утворення органічних речовин. Утворенні органічні речовини зазнають найскладнішу переробку в організмах тварин, рослин і прокаріот, після відмирання яких органічні залишки надходить у ґрунт.

Друга, заключна ланка циклу вуглецю представлена різноманітними процесами мінералізації органічних сполук, здійснюваними різними фізіологічними групами мікроорганізмів. У результаті цих процесів відбувається повернення вуглекислого газу в атмосферу, що й визначає вміст цього газу в ній на одному, хоча й мінімальному рівні (0,33%).

Паралельно процесам трансформації вуглецевмісних речовин здійснюється й цикл трансформації кисню. Так, процес фотосинтезу рослин і деяких бактерій завжди супроводжується виділенням кисню в атмосферу, а процеси аеробної мінералізації органічних речовин, навпаки, протікають із поглинанням кисню з атмосфери й включенням його до складу різних сполук.

Середня річна продукція органічної речовини на планеті становить 33×10^{11} кг. Основна маса цієї речовини представлена різними органічними сполуками рослинного походження – це:

- розчинні у воді речовини (цукри, органічні кислоти, спирти);
- слабозчинні (геміцелюлоза);
- нерозчинні (крохмаль, пектин, целюлоза, віск, жири, смоли, вуглеводні);
- речовина, що *найважче розкладається* – лігнін.

За масою, з перерахованих вище речовин, у рослинах переважають *целюлоза, геміцелюлоза й лігнін*.

Різний хімічний склад рослинного опаду й відповідно стійкість його до дії ферментів мікробної клітини обумовлюють поступове розкладання окремих компонентів. Найбільше легко й швидко з речовин рослинного опаду розкладаються розчинні у воді сполуки й насамперед моно- і дисахариди. В *аеробних умовах* вони окислюються в процесі дихання мікроорганізмів до вуглекислого газу й води, а в *анаеробних умовах* зброджуються з утворенням органічних кислот, спиртів і газів.

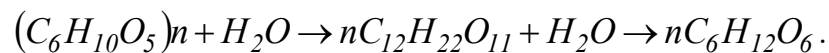
2. Трансформація целюлози, геміцелюлози й крохмалю

Розкладання целюлози. Целюлоза є найпоширенішою органічною сполукою в природі. До її складу входить понад 50 % усього органічного вуглецю. Синтезують целюлозу в основному вищі рослини, в організмі яких вона становить від 40 до 70 %. З нижчих організмів до синтезу целюлози здатні деякі гриби, а серед прокариот окремі види оцтовокислих бактерій (*Acetobacter xylinum*).

Розкладання целюлози відіграє головну роль у кругообігу вуглецю, тому що саме цей процес забезпечує повернення основної маси CO₂ в атмосферу. З розкладанням целюлози в ґрунті пов'язано утворення гумусових речовин і формування ґрунтової структури.

За хімічним складом целюлоза являє собою *високомолекулярний лінійний гомополісахарид*, що складається з *глюкозних залишків*. В одній молекулі целюлози може міститися від 300 до 3000 і більше молекул β-d-глюкози. Молекули целюлози щільно з'єднані в пучки мікрофібрил, що формують волокно.

Розкладання целюлози відбувається шляхом *ферментативного гідролізу* в кілька стадій. Спочатку під дією ферменту целюлази нерозчинна у воді целюлоза перетворюється в целобіозу. Далі целобіоза ферментом *B-глікозидазою* розщеплюється до глюкози:



Глюкоза в *аеробних умовах* окислюється до вуглекислого газу й води, а в *анаеробних умовах* зброджується з утворенням органічних кислот (оцтова, бурштинова, масляна, молочна, мурашина), етилового спирту й газів (вуглекислого й водню). Склад кінцевих продуктів визначається видом мікроорганізму, який є провідним у процесі бродіння.

У *аеробних умовах* розкладання целюлози ведуть мікроорганізми різних таксономічних груп. У кислих лісових ґрунтах провідна роль у розкладанні целюлози лісової підстилки належить грибам, що відносяться до родів *Trichoderma*, *Fusarium*, *Myrothecium*, *Penicillium* і ін. У степових і лугових ґрунтах розкладання целюлози в першу чергу здійснюють міксобактерії родів *Archangium* і *Polyangium*, цитофаги родів *Cytophaga* і *Sporocytophaga*, а також бактерії, що входять до складу родів *Vibrio*, *Achromobacter*, *Pseudomonas* і *Bacillus*. Крім різних бактерій і грибів, у процесі аеробного розкладання целюлози беруть участь актиноміцети, з яких найбільш активні представники родів *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Streptosporangium*.

Анаеробне розкладання целюлози ведуть виключно бактерії, переважна більшість їх відноситься до великого роду *Clostridium*. Типовим представником *анаеробних целюлозоруйнівних* бактерій є *Cl. omelianskii*, виділений й вивчений в 1902 р. В.Л. Омелянським. Цей мікроб має вигляд тонкої довгої палички, у молодій культурі рухливий, при старінні утворює спору на одному з полюсів клітини, приймаючи характерну форму барабанної палички. *Cl. omelianskii* – мезофіл, оптимальна температура росту становить 30–40 градусів. Серед анаеробних *целюлозоруйнюючих* бактерій є й термофільні види, що щонайкраще розвиваються при температурі 60–65 градусів. До термофілів відноситься *Cl. thermocellum*, що виділяється із прилого зерна й силосу, а також із розігрітої маси гною й компостів.

Бактерії, що руйнують целюлозу, населяють травний тракт травоядних тварин. Так, у рубці жуйних тварин активну участь у розкладанні целюлози беруть бактерії *Ruminococcus flavefaciens* і *Cl. cellobioparum*.

Різноманітність мікроорганізмів, що беруть участь у розкладанні целюлози, визначає масштабність цього природного процесу, що протікає в різних умовах

середовища, при різній температурі й вологості, у аеробних й анаеробних умовах, при лужному й кислому значенні рН.

Розкладання геміцелюлози. У природі геміцелюлоза за кількістю посідає друге місце після целюлози. Вона входить до складу міжклітинної речовини рослинних тканин і є опорним компонентом деревини. У деревині листяних порід геміцелюлоза становить до 25%, у деревині хвойних – 12%. Геміцелюлозу здатні синтезувати й деякі нижчі організми. У дріжджів і грибів геміцелюлоза входить до складу позаклітинних полісахаридів.

З хімічної точки зору геміцелюлози є складними *полісахаридами*, молекули яких містять *пентози* (ксилози, арабінози), *гексози* (глюкози, манози, галактози), а також *уронові кислоти* (глюкуронова кислота).

У природі в розкладанні геміцелюлози беруть участь багато мікроорганізмів, що синтезують ферменти *ксиланази*. Ксиланази виявлені у дріжджів (*Trichosporon*), грибів (*Aspergillus*, *Rhizopus*, *Fomes*, *Polyporus* і ін.), у більшості целюлозоруйнуючих бактерій (*Clostridium*, *Cytophaga*, *Sporocytophaga*, *Vibrio*, *Bacillus*). Ферменти ксиланази каталізують розщеплення полісахаридної молекули геміцелюлози до цукрів, які окислюються або зброджуються до кінцевих продуктів. Геміцелюлози різних рослинних організмів значною мірою різняться за своїм хімічним складом, а тому розкладання їх у ґрунті протікає з різною швидкістю й багато в чому залежить від умов навколишнього середовища (температури, вологості, рН, аерації тощо).

Розкладання крохмалю. Крохмаль – головна запасна речовина рослин, яка складається з двох глюканів – *амілази* й *амілопектину*. Відомо 3 типи ферментативних реакцій розкладання глюканів – це реакції *фосфоролізу*, *гідролізу*, *трансглікозилування*.

1. Ферменти *фосфорілази* звільняють з глюканів глюкозо-1-фосфат, реакції можуть проходити в місцях вільних кінців ланцюгів амілази.

2. Екзоферменти *амілази* розріджують крохмаль, утворюючи мальтозу, залишки глюкози, розщеплюють декстрини.

3. *Трансглікозилази* діють на крохмаль, утворюючи кільцеві структури з 6-8 залишків глюкози.

3. Трансформація лігніну й пектину

Розкладання лігніну. Лігнін за кількістю в природі посідає третє місце після целюлози й геміцелюлози. Він синтезується тільки вищими рослинами і є основним компонентом вторинних шарів клітинної оболонки. У молодих трав'янистих рослинах вміст лігніну відносно невисокий і становить усього 3-6%. У міру старіння рослин вміст його істотно зростає. Особливо багато лігніну в деревині листяних (20-30%) і хвойних (50%) порід. Лігнін, заповнюючи простір між волокнами целюлози, викликає одерев'яніння клітинних стінок і надає їм особливу міцність.

Хімічний склад лігніну досі остаточно не встановлено. Відомо, що в різних рослин він неоднорідний. Складна структура лігніну визначається більшим числом полімеризованих мономерних блоків, що представляють собою похідні фенілпропану. Вважається, що основним мономером скелету лігніну є *коніфериловий* спирт. Лігнін не розчинний у воді й органічних розчинниках, і навіть у гарячій 70%-й сірчаній кислоті.

У природі розкладання лігніну відбувається паралельно руйнуванню целюлози й геміцелюлози й здійснюється складним комплексом вищих базидіоміцетних грибів, а також грамнегативних бактерій родів *Pseudomonas* і *Arthrobacter*. Деструктори лігніну синтезують позаклітинні ферменти – *поліфенолоксидази*, які каталізують деполімерізацію молекул лігніну на прості ароматичні речовини, такі, як ванілін, ванілінова кислота або інші ароматичні сполуки. Розкладання лігніну в ґрунті відбувається дуже повільно, що призводить до накопичення лігніну й продуктів його розкладання, які є основою для утворення гумусових речовин.

Розкладання пектину. Пектин є основним компонентом серединних пластинок, що з'єднують рослинні клітини в тканини, що й надають їм щільність. Особливо велика кількість пектинів міститься в плодах рослин. Наприклад, в антонівських яблуках пектини становлять до 30 %.

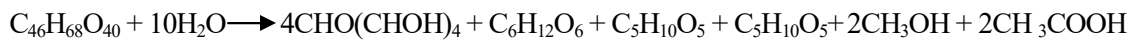
З хімічної точки зору пектини являють собою нерозгалужені полімери галактуронової кислоти. У рослинних тканинах є три типи пектинових речовин: *протопектин* – нерозчинна у воді сполука, *пектин* – розчинний у воді полімер галактуронової кислоти, що містить метилефірні зв'язки, і *пектинова кислота* – розчинний у воді полімер галактуронової кислоти, позбавлений метилефірних зв'язків.

На три перераховані вище форми пектинів діють три групи екзоферментів, що виділяються мікроорганізмами.

Протопектинази каталізують розкладання нерозчинного у воді протопектину з утворенням розчинного пектину.

Пектинестерази гідролізують метилефірні зв'язки в молекулі пектину, у результаті чого утворюються пектинові кислоти й метиловий спирт.

Полігалактуронази руйнують полімерну молекулу пектину або пектинової кислоти на окремі молекули D-галактуронової кислоти й цілий ряд інших сполук.



Моноцукри в *аеробних умовах* окислюються мікроорганізмами до вуглекислого газу й води, а в *анаеробних умовах* зброджуються по типу маслянокислого бродіння. Кінцевими продуктами бродіння є масляна й оцтова кислоти, вуглекислий газ і водень.

У природі в процесі розкладання пектинових речовин беруть участь багато мікроорганізмів – різні бактерії, цвілеві й дріжджові гриби.

У *аеробних умовах* пектини руйнуються головним чином грибами родів *Cladosporium* (*C. herbarum*), *Alternaria*, *Rhodotorula*, а також споровими бактеріями роду *Bacillus* (*Bac. polytuxa*, *Bac. macerans*),

В *анаеробних умовах* – пектини руйнуються бактеріями роду *Clostridium*.

Процес руйнування пектинових речовин лежить в основі промислового одержання волокна льону, коноплі, кенафу, джуту й інших волокнистих рослин.

4. Трансформація вуглеводнів

У вуглеводнях біогенного й абіогенного походження концентрується значна частина вуглецю, а тому процеси трансформації вуглеводнів мають принципове значення в кругообігу цього найважливішого елемента. Незважаючи на високу хімічну стійкість вуглеводнів усі вони, навіть такі складні, як нафта, каучук, парафін і ін., можуть бути використані й трансформовані в процесах метаболізму певними групами мікроорганізмів.

Вуглеводні представлені сполуками різної хімічної природи. Найбільшою стійкістю володіють **ароматичні вуглеводні** – *моноциклічні* (бензол, толуол, ксилол) і *поліциклічні* (нафталін, фенантрен, антрацен). Розкладання їх протікає в *аеробних умовах*, тому що для розриву ароматичного кільця необхідний кисень. Під дією індубельних ферментів – *оксигеназ* в ароматичне кільце включаються один або два атоми кисню, що призводить до утворення гідроксильних груп при одному або двох атомах вуглецю. Між цими двома гідроксильованими атомами вуглецю й відбувається звичайно розрив ароматичного кільця (орторозщеплення). Іноді розрив ароматичного кільця здійснюється між гідроксильованим атомом вуглецю й сусіднім з ним негідроксильованим (метарозщеплення). *Кінцевими продуктами* при повному окисленні ароматичних вуглеводнів є вуглекислий газ і вода. *Проміжними продуктами* цього процесу нерідко виявляються спирти, органічні кислоти, ефіри й інші сполуки.

Здатністю розкласти ароматичні вуглеводні володіють багато мікроорганізмів – деякі аеробні бактерії родів *Pseudomonas* і *Arthrobacter*, нокардії (*Nocardia corallina*), а також гриби й дріжджі.

Аліфатичні вуглеводні, особливо сполуки з довгим вуглецевим ланцюгом, що містять до 16–34 атомів вуглецю, значно легше розкладаються мікроорганізмами. Процес розкладання аліфатичних вуглеводнів починається з окислення кінцевого атома вуглецю за участю ферментів *оксигеназ* і далі протікає по типу окислення жирних кислот. При нестачі кисню розкладання аліфатичних вуглеводнів супроводжується накопиченням проміжних продуктів – жирних кислот, починаючи із пропіонової кислоти.

Розкладання аліфатичних вуглеводнів у природі здійснюється багатьма мікроорганізмами. Особливо активно цей процес ведуть коринібактерії (рід *Corynebacterium*), нокардії, псевдомонади й дріжджі родів *Candida*, *Debaryomyces*, *Schwanniomyces*.

У кругообігу вуглецю мікробіологічної трансформації зазнають і газоподібні вуглеводні (метан, етан, пропан, бутан). Мікроорганізми, що споживають газоподібні вуглеводні як джерело вуглецю, одержали назву **метилотрофів**.

Слід зауважити, що частина вуглецю, наявного на нашій планеті, майже не приймає участі в кругообігу. Це так званий умовно похований вуглець гумусу ґрунту, горючих сланців, вапняку, торфу, нафти, газу й кам'яного вугілля. Однак гумус ґрунту, що сформувався тисячоліттями, хоча й дуже повільно, але все-таки руйнується мікроорганізмами й втягується в кругообіг. Нафта, торф і газ, витягнуті з надр землі, також стають доступними для розкладання мікроорганізмами. У ході господарської діяльності людини при спалюванні горючих копалин в топках відбувається швидка мінералізація сполук вуглецю, що супроводжується виділенням вуглекислого газу, який залучається до кругообігу. Вуглець горючих сланців і вапняків, що піддаються процесам вивітрювання й ґрунтоутворення, також поступово залучаються до загального кругообігу.