

Хемотрофы (хемосинтез)

Возможность прокариотов осуществлять хемолитоавторофию, т.е. хемосинтез, впервые показал С.Н. Виноградский в 1887 г. во время работы в Страсбургском университете при изучении бактерий обитающих в загрязненных водоемах содержащих серу. Проведенные им наблюдения за жизнедеятельностью *Beggiatoa mirabilis*, показали, что данная бактерия нуждается в сероводороде для роста. При этом она в клетках откладывает серу. Таким образом, эта бактерия, окисляя H_2S до S , осуществляет дыхание и получает энергию. Так была открыта **хемолитотрофия**. Далее, изучая железобактерий *Leptothrix ochraceae*, С.Н. Виноградский в 1888 г. показал, что эти бактерии получают энергию за счет окисления железа, т.е. также осуществляют хемолитотрофию.

Большая часть хемолитотрофов также способна фиксировать CO_2 (автотрофия).

Основные группы хемосинтетиков:

- серобактерии и бесцветные нитчатые серобактерии;
- тионовые бактерии;
- железобактерии;
- нитрифицирующие бактерии;
- водородные бактерии;
- карбоксидобактерии;

Есть целый ряд других бактерий, осуществляющих хемолитотрофию, например, арсенитобактерии, сурьмаокисляющие и др.

Железобактерии

Известно много групп организмов, способных окислять железо с двухвалентного до трехвалентного. Однако только часть из них способна принимать электроны от двухвалентного железа и поставлять их в дыхательную цепь, осуществляя хемолитотрофию. У других же бактерий окисление железа, марганца и некоторых других металлов носит исключительно «побочный» характер, например, как способ детоксикации токсичного пероксида водорода. Большой вклад в изучение железобактерий сделал Н.Г. Холодный (он же предложил метод «стекол обрастания»).

Систематика. Крайне разнообразная группа бактерий. В основном представители разных классов фила *Proteobacteria*, например:

Thiobacillus ferrooxidans, р. *Galionella* – стебельковые бактерии, *Leptothrix cholodnii* – трихонные формы с чехлом (*Betaproteobacteria*) и др.;

ряд представителей пурпурных бактерий *Rhodobacter*, *Rhodopseudomonas* класса *Alphaproteobacteria*, а также семейства *Ectothiorhodospiraceae* (*Acidiferrobacter thiooxydans*);

Mariprofundus ferrooxydans et stc. - представители новой фила *Proteobacteria* – *Zetaproteobacteria*;

некоторые принадлежат к другим филам, например, *Leptospirillum ferriphilum* (фила *Nitrospira*);

также известны грамположительные формы фила *Firmicutes*.

Морфология. Крайне разнообразна. Палочки, спириллы, трихомы, в т.ч. образующие чехол, инкрустированный железом. Остатки чехлов и капсул таких бактерий формируют залежи биогенного железа.

Строение. В основном грамотрицательные.

Метаболизм. Окислительный. Донор электронов чаще всего Fe^{2+} , хотя используют и другие неорганические соединения. Некоторые способны использовать и органические соединения. Акцептор чаще всего O_2 . Могут быть также нитраты. Переводят закисные формы железа, образующиеся, например, при химической коррозии в окисные. Ускоряют порчу металлических сооружений. Например, коррозия каркасов в метрополитене. Участвуют в выщелачивании железных и марганцевых руд. С их помощью также выщелачивают цветные металлы (например, Cu) из руд.

Экология. В водоемах с высоким содержанием окислов железа – озерах, прудах, речках и т.д. Есть морские формы. В ассоциации с феррум-редуцирующими бактериями («металодышащие бактерии», например, р. *Geobacter*). В сточных водах, дренажных трубах, канализации, очистных сооружениях, шахтах горной выработки и др. Ряд железобактерий способны окислять и другие металлы, например, Mn.

Нитрифицирующие бактерии

Впервые выделены С.Н. Виноградским в 1890 г. Физиологическая группа бактерий, которые осуществляют хемолитоавтотрофное окисление аммония до нитритов (1 фаза), и нитритов до нитратов (2 фаза), получая при этом энергию. Факультативно переходить к окислению аммиака до нитритов способны и нехемолитоавтотрофные бактерии, например, р. *Azospirillum*, р. *Pseudomonas* и др. В таком случае могут выделяться промежуточные, в том числе токсичные, продукты окисления – гидроксиламин, окисды азота и др. Однако их к нитрифицирующим бактериям не относят.

Систематика. Выделяют 8 родов нитрифицирующих бактерий.

1 фаза: *Nitrosomonas*, *Nitrosolobus*, *Nitrosospira* (*Betaproteobacteria*), *Nitrosococcus* (*Gamma**proteobacteria*)

2 фаза: *Nitrobacter* (*Alphaproteobacteria*), *Nitrococcus* (*Gamma**proteobacteria*), *Nitrospina* (*Deltaproteobacteria*), а также представители отдельной филы р. *Nitrospira* (Фила *Nitrospira* Порядок *Nitrospirales* Класс *Nitrospiraceae*)

Морфология. Разнообразная – кокки, палочки, извитые формы. Могут быть подвижными и неподвижными. Спор не образуют.

Строение. Грамотрицательный морфотип. Бинарное деление или почкование (*Nitrobacter*). В клетках обнаружена развитая система эндомембран (ИЦМ).

Метаболизм. Почти все облигатные хемолитоавтотрофы («классические» хемосинтетики). Доноры электронов: аммоний, его производные, нитриты. Ни один вид не способен окислять аммиак и нитрит одновременно. Акцептор электронов – O_2 . Для развития необходима хорошая аэрация почвы. 1 фазу окисления катализирует фермент аммиакмоноксигеназа (АМО), 2 фазу – нитритоксидоредуктаза (NOR). Электроны от NOR поступают сразу на цитохром с и далее цитохромоксидазу. Т.о. работает только один комплекс перекачивания протонов, следовательно, необходимо окислять огромное количество субстрата, чтобы удовлетворить потребности клетки. Восстановитель синтезируют обратным транспортом электронов от цитохрома с к НАДН-оксидоредуктазному комплексу, на что, безусловно, затрачивается большое количество энергии в виде АТФ. Фиксируют CO_2 в цикле Кальвина.

Экология. Участвуют в круговороте азота, являясь последним звеном в минерализации азотистых органических соединений. Распространены повсеместно в почвах и водных средах, очистных сооружениях (аэротенках).

Серобактерии

Систематика. Крайне гетерогенная физиологическая группа. В широком смысле может включать любых бактерий, которые могут окислять соединения серы с промежуточным накоплением молекулярной серы, за исключением фототрофов. Т.е. к этой группе можно отнести как бактерий, так и архей. В узком смысле только бактерий.

Морфология. Разнообразна. Чаще либо одноклеточные, либо нитчатые трихомные формы.

Поэтому и различают:

одноклеточные серобактерии: *Achromatium* (*Gammaproteobacteria*) – отдельные виды могут быть хемолитоавтотрофами, поэтому их можно относить и к тионовым бактериям; *Macromonas* (*Betaproteobacteria*) – хемоорганогетеротрофы, т.е. окисляют серу неспецифически в ходе детоксикации пероксида водорода);

нитчатые бесцветные серобактерии р. *Beggiatoa* – пресноводные виды хемоорганотрофы, а морские – факультативные хемолитоавтотрофы, р. *Thiothrix* (факультативные); р. *Leucothrix* (гетеротрофы). Все они представители филы *Gammaproteobacteria*. Образуют массовые скопления в виде белых пленок, обрастаний и т.д. Белый цвет обусловлен откладывающейся молекулярной серой.

Строение. В основном грамотрицательные.

Метаболизм. Различен. Чаще хемоорганогетеротрофы, реже – хемолитотрофы. Часть форм факультативные хемолитоавтотрофы. Единственное общее у этих бактерий – окисление сульфидов до молекулярной серы, которая чаще откладывается в периплазматическом пространстве или капсулах/чехлах. Молекулярная сера легко переходит до полиитионита и далее может быть окислена до сульфита. Окисление сульфидов до серы этими бактериями чаще связано с детоксикацией перекиси водорода.

Экология. Широко распространены в различных водоемах, в том числе в ассоциации с тионовыми бактериями. Играть важную роль в круговороте серы в природе.

Тионовые бактерии

Относят нефотосинтезирующих хемолитотрофных бактерий, способных окислять соединения восстановленной и молекулярной серы до сульфатов, получая при этом энергию.

Систематика. Гетерогенная группа бактерий. В основном это представители филы *Proteobacteria*. Такой процесс могут осуществлять и археи, а также некоторые фирмикуты. Их не рассматривают в этой группе. Примеры представителей: *Thiobacillus*, *Thiomonas* (*Alphaproteobacteria*), *Thiothrix*, *Thiomargarita*, *Thioploca*, *Acidithiobacillus*, *Beggiatoa*, *Halothiobacillus* (*Gammaproteobacteria*).

Морфология. Кокки, палочки, вибрионы и спираллы, колонии, трихомы.

Строение. В основном грамотрицательные. Есть и грамположительные формы.

Метаболизм. Получают энергию за счет окисления H_2S , SO_3^{2-} , S , $S_2O_3^{2-}$ и других недоокисленных соединений серы до сульфатов SO_4^{2-} . Акцептором электронов чаще всего служит молекулярный O_2 . Т.е. в ходе метаболизма они образуют серную кислоту, которая закисляет среду и способствует растворению минералов и руд. Ферменты окисления соединений серы локализуются на мембране со стороны периплазмы, реже внутриклеточно. Серу в клетках накапливают редко.

Экология. Развитие тионовых бактерий приводит к сильному закислению среды (рН 0,5-1,5), при этом такая среда становится непригодной для жизнедеятельности других организмов. Являются причиной коррозии подземных железобетонных конструкций, чем наносят значительный вред сооружениям метрополитена, коллекторам очистных сооружений, фундаментам зданий, коммунальным коммуникациям и т.д.

Проблема сверхбыстрых темпов коррозии коммуникаций и опор была особо актуальна при строительстве Киевского метрополитена и прокладки «красной линии» в районе ст. метро «Шулявская». В ходе выяснения причин таких темпов коррозии оказалось, что она вызвана кессонным (с использованием воздуха, содержащего O_2) методом прокладки туннелей. Высокий уровень кислорода активировал жизнедеятельность тионовых и железобактерий. На данный момент для прокладки туннелей воздух не используют.

Данная физиологическая группа бактерий, наряду с зелеными и пурпурными серными бактериями, является важнейшим звеном окислительной части круговорота серы в природе. Вместе с фототрофными серными бактериями они также «стоят на страже» жизни в водоемах, препятствуя проникновению токсичных для гидробионтов придонных сероводородных слоев воды в «жизненную зону водоемов».

Водородные бактерии

Систематика. В широком смысле включает бактерий и архей, способных окислять молекулярный водород. Среди бактерий способность окислять молекулярный водород в дыхательной цепи и получать при этом энергию распространена достаточно широко. Это представители фил *Proteobacteria*, *Aquificae*, *Actinobacteria* и *Firmicutes*.

Представители:

«Истинные» (преимущественно облигатные водородные бактерии): *Xanthobacter autotrophicus* (*Alphaproteobacteria*), *Stetteria hydrogenophila* (архея) и другие.

Факультативные: *Aquaspirillum*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* (актиномицеты основные потребители атмосферного и почвенного водорода в аэробных условиях в почве), *Paracoccus*, *Alcaligenes*, *Hydrogenophilus* и др.

Морфология. Крайне разнообразна. Различная окраска по Граму.

Метаболизм. Окисляют молекулярный водород. Способны использовать его в конструктивном метаболизме. Акцептором электронов чаще служит кислород O_2 . Существует и анаэробное окисление водорода, в этом случае акцепторы сульфаты (сульфатредуцирующие бактерии, например), редко нитраты. Ферменты окисления H_2 – это внутриклеточные ферменты – гидрогеназы.

«Истинных» водородных бактерий (облигатных хемолитоавтотрофов) немного – около 11 видов. Они фиксируют CO_2 , т.е. автотрофы.

Многие бактерии способны к факультативной литотрофии на водороде. В этом случае возможны различные варианты метаболизма.

Экология. Хемолитоавтотрофы обитают в наземных и подводных гидротермах, играя роль первичных продуцентов-хемосинтетиков. В анаэробных сообществах используют образованный бродильщиками H_2 (межвидовой перенос водорода) и являются частью микроценоза редуцентов органического вещества в анаэробных условиях. Имеют значение для биотехнологии при производстве аминокислот, витаминов, органических кислот.

Карбоксидобактерии

Систематика. Разнородная и достаточно широко распространенная группа. Представители:

р. *Achromobacter* (*Betaproteobacteria*),

Pseudomonas thermocarboxydovorans, многие представители *Rhizobiaceae* и *Burkholderia* (*Alphaproteobacteria*),

Bacillus schlegelii, анаэроб *Carboxydotherrnus hydrogenoformans* (Фила *Firmicutes* Класс *Clostridia* Порядок *Clostridiales* Семейство *Peptostreptococcaceae*, образует эндоспоры),

Mycobacterium (Фила *Actinobacteria*).

Морфология. Разнообразна. В основном палочки. Грамотрицательные и грамположительные.

Метаболизм. Способны использовать окись углерода CO в качестве источника углерода (карботрофы), а также энергии. Могут расти как хемолитоавтотрофно, так и хемогетеротрофно. Усвоение CO связано с мембраносвязанными ферментами CO-дегидрогеназами, которые в качестве кофакторов содержат Мо, негемовое железо, флавин и др.

Экология. CO образуется различными путями в атмосфере (абиогенно), в геотермальных водах, морях (фотохимические реакции), выделяется листьями и корнями растений, а также антропогенным путем. Этот газ токсичен для многих микро- и макроорганизмов. Данные бактерии играют огромную роль в утилизации CO и включении его в круговорот углерода в природе. Обитают они в ассоциации и симбиозах с растениями в почве, свободно в почве, входят в состав пикопланктона водоемов, живут в горячих источниках и пр.

Интересные факты.

В ночь с 11 на 12 сентября 1927 года в Крыму произошло землетрясение силой 9 баллов. Эпицентр находился в море, в 25 км от Ялты. При этом произошло «воспламенение» морской воды площадью в десятки квадратных километров. Очевидно, причиной этому стал выход богатых сероводородом нижних слоев воды, содержащих сероводород, и их контакт с кислородом воздуха (глубже 80-125 м в Черном море – сероводородный безжизненный слой).

Такие явления в морях практически никогда не наблюдались. А вот для пресноводных озер, имеющих большие запасы сероводорода, это редкое, но вполне закономерное явление. В Украине таких водоемов немного. Например, появившееся на месте карьера для добычи серы и руды – о. Яворовское во Львовской области в 50-километровой зоне от города:

[http://gazeta.zn.ua/ENVIRONMENT/povtorit li yavorovskoe ozero pechalnuyu sudbu s lovatskoy shiravy.html](http://gazeta.zn.ua/ENVIRONMENT/povtorit_li_yavorovskoe_ozero_pechalnuyu_sudbu_s_lovatskoy_shiravy.html).