

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ВОРОНЕЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ»

М. Ю. Грабович, Е. В. Белоусова, И. В. Трубицин

РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ В КРУГОВОРОТЕ АЗОТА

Учебное пособие для вузов

Воронеж
Издательский дом ВГУ
2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	5
1. Роль прокариот в биосфере.....	6
2. Роль соединений азота в конструктивном метаболизме прокариот.....	7
2.1. Азотная автотрофия.....	9
2.1.1. Ассимиляция N_2	9
2.1.1.1. Нитрогеназа.....	10
2.1.1.1.1. Строение нитрогеназы.....	11
2.1.1.1.2. Регуляция нитрогеназы.....	12
2.1.1.1.3. Защита нитрогеназы.....	13
2.1.2. Дiazотрофы.....	16
2.1.2.1. Свободноживущие diaзотрофы.....	17
2.1.2.2. Симбиотические азотфиксаторы.....	21
2.2. Азотная гетеротрофия.....	26
2.2.1. Ассимиляционная нитратредукция.....	26
2.2.2. Ассимиляция аммония.....	27
2.2.3. Аммонификация.....	28
3. Роль соединений азота в энергетическом метаболизме прокариот.....	31
3.1. Литотрофия.....	31
3.1.1. Нитрификация при литотрофном росте.....	31
3.1.2. Гетеротрофная нитрификация.....	34
3.2. Анаэробное дыхание.....	34
3.2.1. Диссимиляционная нитратредукция.....	35
3.2.1.1. Денитрификация.....	35
3.2.1.1.1. Молекулярно-биологические аспекты дыхания на нитратах.....	38
3.2.1.2. Нитратное дыхание.....	40

1. РОЛЬ ПРОКАРИОТ В БИОСФЕРЕ

Представления об исключительной роли прокариот в круговороте биогенных элементов, необходимых для жизни на Земле, сформировались в начале XIX века, благодаря работам Л. Пастера, С. Н. Виноградского, М. Бейеринка, В. И. Вернадского.

В. И. Вернадский создал учение о биосфере. Биосфера – внешняя оболочка Земли, в которую входят часть атмосферы до высоты 25–30 км (до озонового слоя), практически вся гидросфера и верхняя часть литосферы примерно до глубины 3 км (рис. 1).

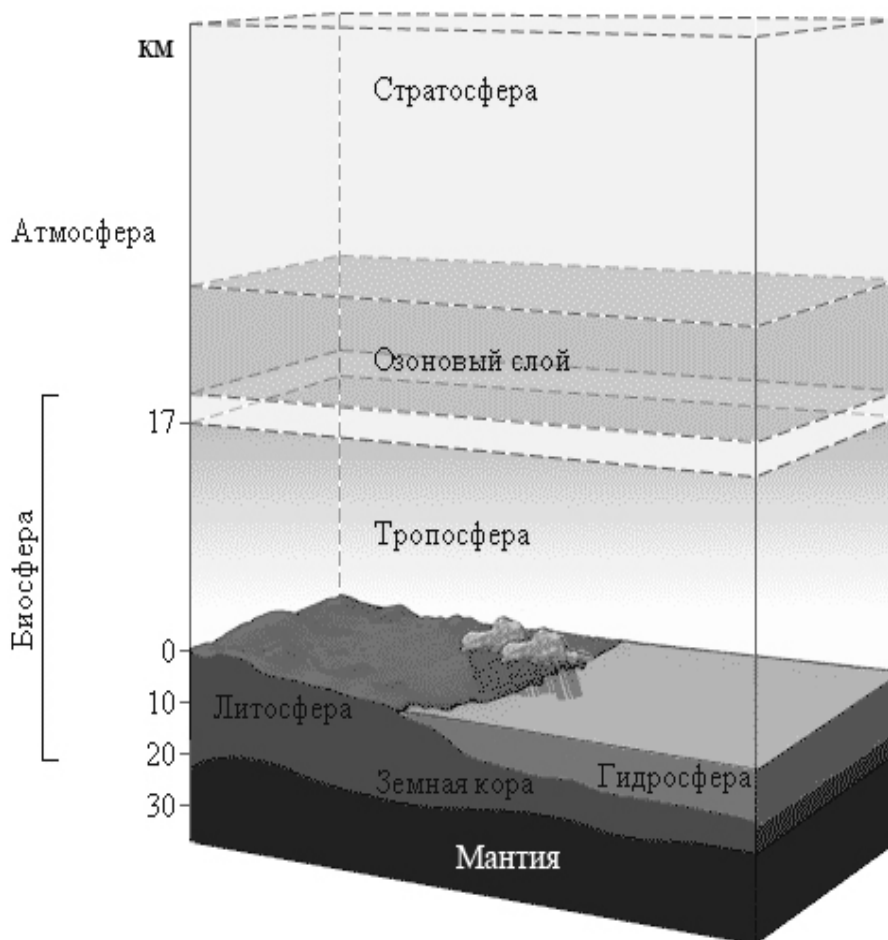


Рис. 1. Биосфера Земли

Особенностью этих частей является то, что они населены живыми организмами, составляющими живое вещество планеты. Взаимодействие абиотической части биосферы (воздуха, воды и горных пород и органического вещества) и биоты обусловило формирование почв и осадочных пород. Последние, по В. И. Вернадскому, несут на себе следы деятельности древних биосфер, существовавших в прошлые геологические эпохи.

В 1987 году советский геолог А. В. Лапо обобщил формулировки В. И. Вернадского и представил функции живого вещества в биосфере в следующем виде.

1. Энергетическая функция заключается в поглощении солнечной энергии при фотосинтезе, трансформации химической энергии путем разложения энергонасыщенных веществ и передаче энергии по пищевой цепи разнородного живого вещества.

2. Концентрационная – в избирательном накоплении в ходе жизнедеятельности определенных видов веществ: а) используемых для построения тела организма; б) удаляемых из него при метаболизме.

3. Деструктивная – в минерализации небиогенного органического вещества и неорганического и вовлечение образовавшихся веществ в биологический круговорот.

4. Средообразующая – в преобразовании физико-химических параметров среды (главным образом за счет небиогенного вещества).

5. Транспортная – в переносе веществ как против градиента силы тяжести, так и в горизонтальном направлении.

Из перечисленных пяти функций лишь последняя (транспортная) относительно мало зависит от активности прокариот. Энергетическая и концентрационная функции свойственны всем живым организмам, а вот в деструктивной и средообразующей функции биосферы прокариотам принадлежит решающая роль. Таким образом, прокариоты способны обеспечить все функции живого вещества, необходимые для существования биосферы, тогда как существование биосферы за счет активности одних только эукариот представляется невыполнимым. Именно деятельность прокариот обеспечивает замкнутость круговорота основных биогенных элементов в биосфере. Уникальность прокариот заключается в осуществлении ими ряда метаболических процессов, которые свойственны только прокариотам: литотрофный рост, анаэробное дыхание, аноксигенный фотосинтез и др. Следует отметить, что особенность прокариот связана с их древностью и первичностью в истории биосферы. Основную (более 3/4) часть своей истории биосфера была «бактериосферой», представленной только (или в основном) прокариотами. Именно прокариоты сформировали ту биосферу Земли, в которой появились и смогли существовать все остальные организмы.

На примере круговорота азота мы рассмотрим роль прокариот в этом процессе и убедимся, что благодаря прокариотам обеспечивается замкнутость круговорота биогенных элементов и целостность биосферы (рис. 2).

2. РОЛЬ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА В КОНСТРУКТИВНОМ МЕТАБОЛИЗМЕ ПРОКАРИОТ

Азот принадлежит к числу незаменимых биогенных элементов. Он входит в универсально распространенные макромолекулы – нуклеиновые

кислоты и белки, представляя соответственно 13 и 15 % их молекулярной массы.

Все живые организмы по метаболизму азота подразделяются на азотных гетеротрофов и азотных автотрофов. Первые получают связанный азот в составе органических веществ или простых минеральных ионов – аммония (NH_4^+) и нитрата (NO_3^-).

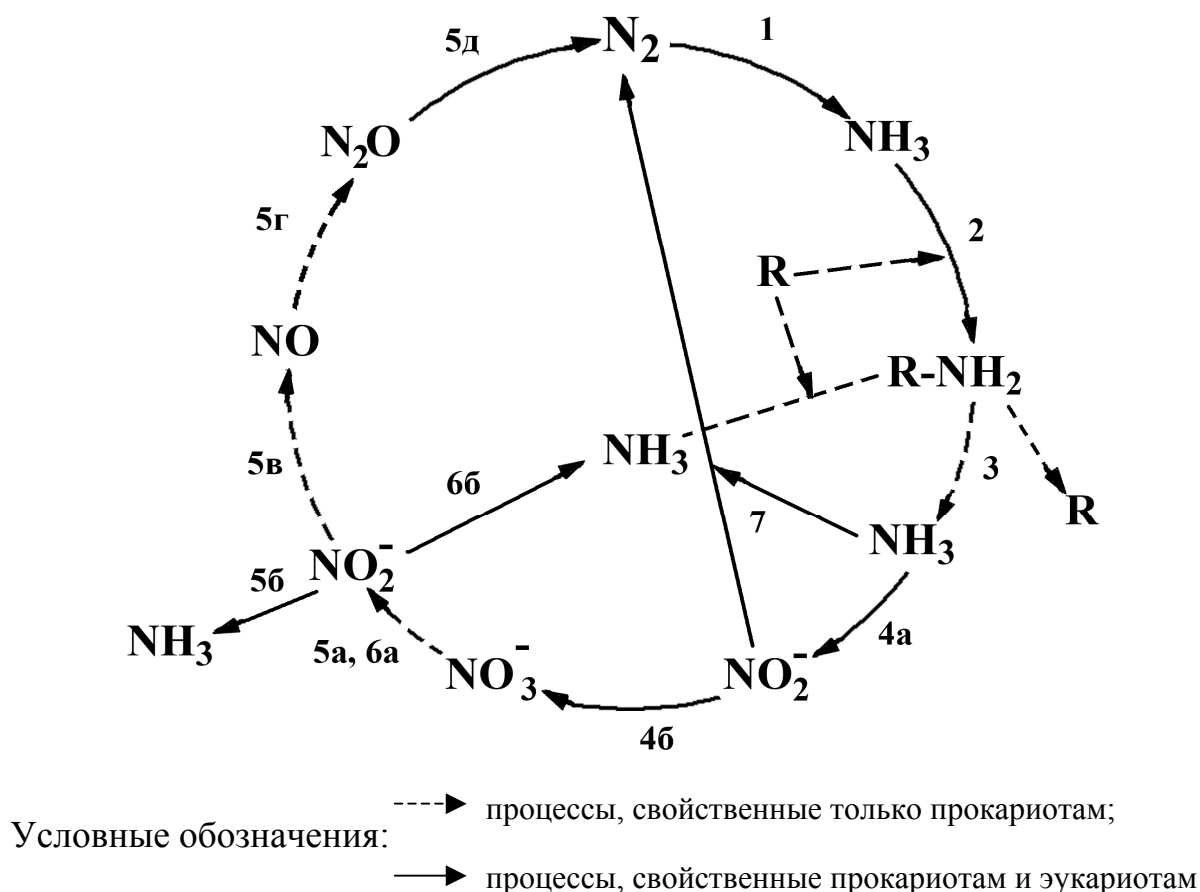


Рис. 2. Круговорот азота

1 – Ассимиляция N_2 ; 2 – аминирование; 3 – аммонификация; 4 – нитрификация (а – I фаза, б – II фаза); 5 – диссимиляционная нитратредукция=анаэробное дыхание (а – нитратное дыхание; б – восстановление нитритов до аммония; в, г, д – денитрификация); 6 – ассимиляционная нитратредукция (а – восстановление нитратов; б – восстановление нитритов); 7 – анаммокс (5а) – способны осуществлять разнообразные микроорганизмы, в том числе и эукариоты – водоросли, грибы и дрожжи

Полную денитрификацию до молекулярного азота проводят только прокариоты. Недавно было показано, что некоторые мицелиальные грибы способны восстанавливать нитриты до NO или N_2O (5в, 5г), но только если присутствует кислород в небольшой концентрации.