



EKOLOGIE MIKROORGANISMŮ

9

**Biogeochemické cykly a role
mikroorganismů v nich**



Biogeochemické cykly

- měřítko – habitat, ekosystém, globální měřítko
- C, H a O – významné prvky – společné cykly – protichůdné síly fotosyntézy a respirace
- malý atmosférický rezervoár **CO₂** je ovlivňován člověkem
- **cykly** – pohyb a přeměny materiálů biochemickými aktivitami – atmosféra – hydrosféra – litosféra
-
- **fyzikální** transformace - rozpouštění, srážení, volatilizace, fixace
- **chemické** transformace - biosyntéza, biodegradace, oxidoredukční biotransformace
- způsobují translokaci materiálů – z vody do sedimentů, z půdy do atmosféry....
- **živé organismy** se podílí, **mikrobi (metabolismus, enzymatická aktivita) jsou rozhodující**
- cykly poháněny přímo či nepřímo **energií** slunce, nebo redukovaných minerálů
- absorbována, přeměněna, dočasně skladována a nakonec rozptýlena – teče přes systémy
- tok energie je fundamentální pro funkci ekosystémů
- materiály se cyklicky přeměňují a mají tendenci v systému zůstat

Biogeochemické aktivity

- změnily během geologických věků podmínky na Zemi
- zásadní byl rozklad abio. vytvořené org. hmoty na Zemi - heterotrofní org.
- změna původně redukující atmosféry na oxidativní – 1. kyslík produkující fototrofové
- současnosti biogeochemické procesy však mají tendenci být cyklické
- dynamická rovnováha mezi různými formami „cyklovaných“ materiálů = současná fyziologická diverzita
- ne všechny biogeochemické aktivity připomínají uzavřené cykly
- materiály mohou být importovány i exportovány z ekosystémů
- fosilní paliva, vápenec -odstraněny z aktivních mikrobiálních cyklů na mnoho mil let
- ekosystémy se liší v účinnosti, kterou si podrží esenciální živiny
- habitaty schopné podržet živiny (korálové útesy, tropický prales) - udržet vysokou intenzitu produktivity i v chudých podmínkách
- povrchová vrstva oceánů i přes vhodné podmínky (dostatek světla a vhodná teplota) má malou schopnost podržet esenciální živiny – má nízkou intenzitu PP limitovanou živinami

Biogenní prvky

- esenciálními součástmi živých organismů
- nejčastěji zúčastní biogeochemických cyklů
- kritéria co do atomové hmotnosti a chemické reaktivity
- jsou v jejích prvních pěti periodách PTP
- jejich biologická funkce se dá dopředu předpovědět
- (ve tom smyslu, že někde v organismu budou potřebné)

- známe přibližně 20 prvků, které se pravidelně vyskytují v živých organismech - tyto prvky se nazývají **biogenní** a z nich **jen 13** můžeme zjistit **ve vyšším zastoupení než 0,001%**

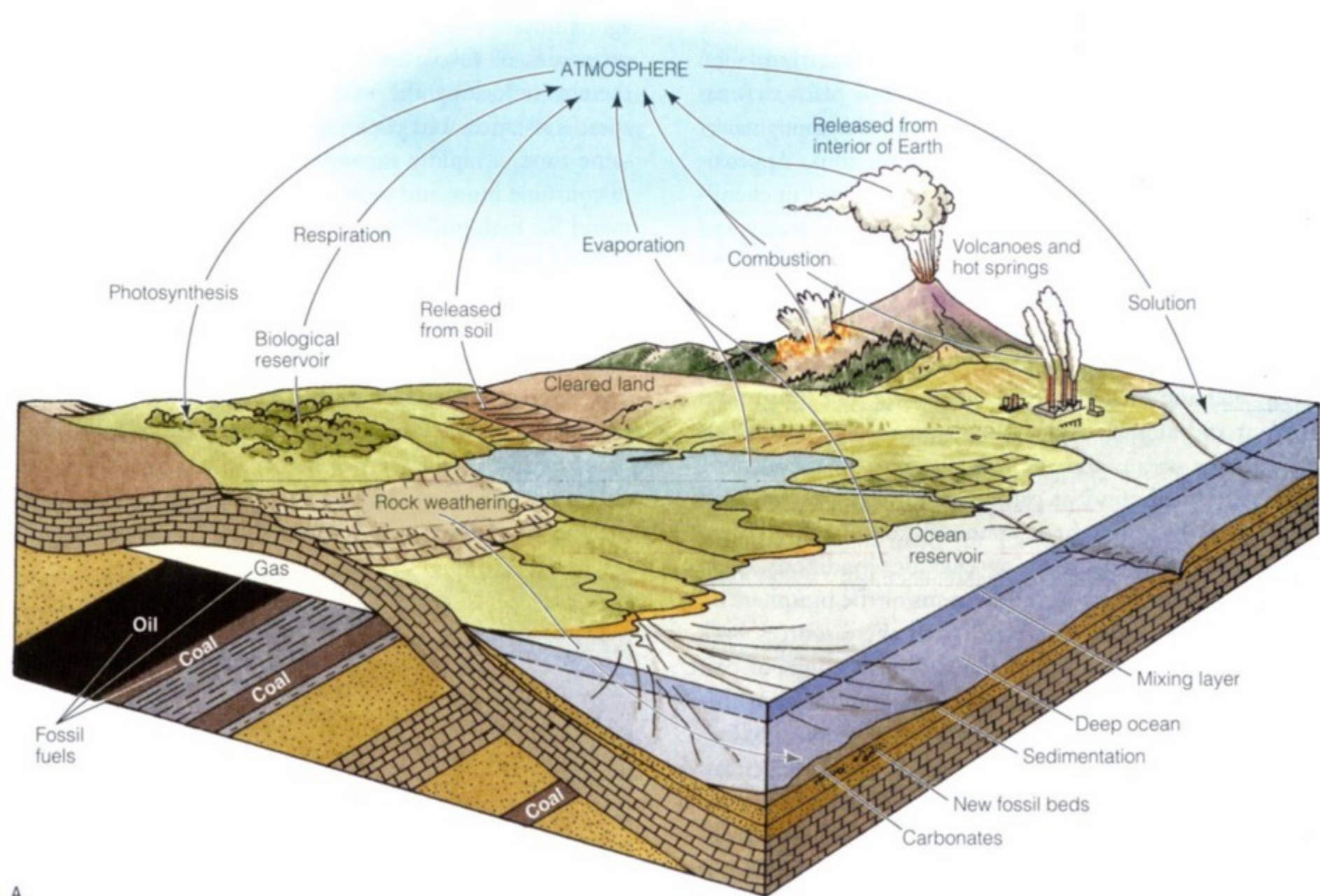
- základní **plastické prvky** – **C, H, O, N** – **95% hmotnosti buněk**

- intenzita cyklů každého prvku odpovídá cca množství prvku v biomase

- **makrobiogenní prvky** - **tvorí téměř 99,9%** hmotnosti buněk.
C, H, O, N, P, S – intenzivní koloběh/cykly, Ca, Mg, K, Na, Cl – nižší intenzita

- **Mikrobiogenní (stopové prvky)** – B, Co, Cr, Cu, Mo, Ni, Se, Sn, V, Zn – méně intenzivní cykly

Cyklus uhlíku



Cyklus uhlíku

- nejaktivnější část cyklu C – atmosférický CO₂ – 0,034% atmosféry, nebo také 700 miliard tun C
- rozpuštěný anorganický C (CO₂, H₂CO₃, HCO₃⁻, CO₃²⁻) – v povrchové mořské vodě – 500 mld tun C
- obě složky v rovnováze
- plus pomalá výměna s hlubokomořským C
- cca 34.500 miliard tun C – vertikální cirkulace mořské vody
- živá biomasa – 450-500 miliard tun
- mrtvá nefosilní hmota (humus, org. sedimenty) 3700 miliard tun
- vše dohromady jsou aktivně cyklované rezervoáry
- fosilní paliva – 10.000 miliard tun
- sedimentární horniny – 20.000 miliard tun C
- **minimální účast na cyklech – ale s průmyslovou revolucí změny!!!**
- přirozená intenzita cyklu C v oceánech a na pevnině je blízko stabilnímu stavu
- **lidstvo narušilo rezervoár C (CO₂) v atmosféře – fosilní paliva, lesní biomasa, půdní humus...**
- lidské přispění by mělo znamenat ještě větší zvýšení koncentrace CO₂ v atmosféře, ale část vyprodukovaného CO₂ byla zjevně absorbována mořem a i suchozemskou biomasou

Zvýšená koncentrace CO₂...?

- bude mít malý přímý efekt na mikrobiální aktivitu
- významné nepřímé efekty – zvýšení teploty atd.....
- další příspěvek – atmosférický metan – ropné a plynové vrty, produkce ze skládek, dobytek,
- rýže - metan pohlcuje teplo (sluneční záření) 4-5x víc jak CO₂
- nicméně předpovědi jsou nejisté – zvýšená oblačnost (možný efekt oteplování) může snížit
- oteplování
- ... jak se do cyklu zapojí činnost mikrobů a rostlin – vyšší spotřeba, nebo naopak produkce?



Transfer C přes potravní řetězec

autotrofové

fixace CO₂ –fotosyntetické a chemolitotrofní organismy.

- řasy, sinice a zelené a purpurové fotosyntetické bakterie

chemolitotrofové

- přispívají méně
- základní pro fixaci CO₂ je Calvinův cyklus
- systém fosfoenolpyruvát karboxylázy

heterotrofní mikrobi

- přeměna org. C na CO₂

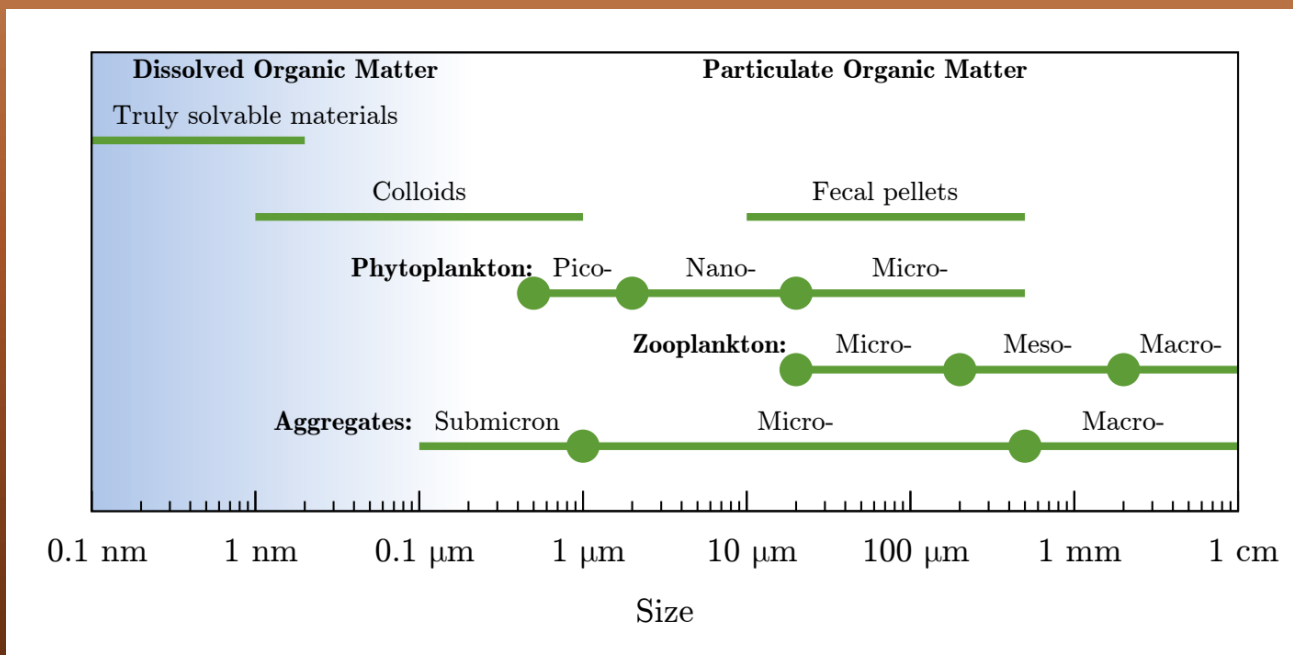
Primární produkce (PP)

- primární producenti
 - sami část nafixovaného C prodýchají, zbytek zapracují heterotrofové – nazpět dýcháním
 - čistá produktivita komunity – to, co se z nafotosyntetizovaného neprodýchá
 - + akumulující se organická hmota
 - - přísun alochtonní organické hmoty
 - „standing biomass“ – uložená energie
-
- intenzita PP– měřením toků kyslíku, nebo CO₂
 - zanedbává produkci anaerobních a chemolitotrofních bakterií
 - **primární produkce – C m²/rok**
 - méně než 0,1% sluneční energie využito pro fotosyntézu
 - **produkce 150 miliard tun suché hmoty/rok**
 - i v zemědělských ekosystémech je využití jen kolem 1%
-
- transfer energie v org. hmotě – v trofických úrovních
 - **10-15% biomasy z každé trofické úrovně je přenesena do další úrovně**
 - **zbytek/většina se prodýchá, nebo rozloží v potravním řetězci, teplo**

Čistá prim. produkce

- množství fotosynteticky fixovaného uhlíku, které je dostupné první heterotrofní úrovni ekosystému (to, co se neprodýchá 😊)
- střední– heterotrofové nekonzumují veškerou čistou primární produkci
- akumulace org. hmoty v ekosystému (čistá produkce ekosystému) v časných fázích sukcese
- nízká – konzumenti využijí veškerou primární produkci – respirace je v rovnováze s pr. produkcí (klímax)
- terest. a mělkovodních systémů jsou producenty rostliny a dominantní konzumenti herbivoři
- mikrobiální primární producenti - významní jen v extrémních habitatech, bez rostlin
- oceány - cca 1/2 fotosyntézy na Zemi
- mikrobi zodpovědní za většinu primární produkce (kromě pobřeží)
- nejmenší plankton je zodpovědný za většinu primární a sekundární produktivity
- nanofytoplankton (pod 20um) a pikoplankton (menší než 2 um) – význ. část biomasy

- adaptace na nedostatek zákl. minerálů– růst blízko maximální rychlosti/intenzitě
 - větš. org. C přes fytoplankton vstupuje do pelagického potravinového řetězce
 - jako rozpuštěná a neživá „particulate“ organická hmota (POM)
 - zabudována do bakterií - fagotrofní bičíkatci (cca 100 b/den)
-
- rozkladný potr. řetězce – mikrobi vodném i terestriálním systému
 - rozklad nedokonale strávené organické hmoty
 - rozklad mrtvých ale nekonzumovaných rostlin a živočichů
 - lesy a slaniska – rozkladná část - až 80-90% celkového toku energie
 - vodní ekosystémy - grazers/konzumenti spotřebují většinu primární produkce



Cyklus uhlíku v rámci habitatu

- degradace a recyklace organické hmoty – uskutečňována heterotrofními makro- a mikroorganismy
- rozklad nedokonale strávené organické hmoty , mrtvých rostlin a živočichů
- lesy a slaniska – rozkladná část - až 80-90% celkového toku energie
- vodní ekosystémy - konzumenti spotřebují většinu primární produkce
- mikrob. aktivity jsou klíčové jak z hledisky kvantity, tak i kvality
- **aerobní podmínky** - organismy se podílí na biodegradaci org. látek e někt. polymerů
- **anaerobní podmínky** - mikroorganismy nezastupitelné
- recyklace obtížně rozložitelných polymerů – celulózy a ligninu, humus
- transformace C se děje hlavně za aerobních podmínek – biodegradace C-H a ligninu
- např. methanogeneze – jen za anaerobních podmínek
- ...vytváření biogeochemických zón v habitatech

- respirace dá více energie než fermentace (více organiky k tvorbě stejné biomasy jako respirace)
- respirace končí CO₂
- u fermentace se navíc akumulují nízkomolekulární alkoholy a org kys - pak více cest....
- anaerobní podmínky se mohou změnit v aerobní (vyschnutí zaplavené půdy)
- pak další využití aerobně
- anaerobní produkty mohou z prostředí difundovat a být posléze využity (vstřebání kyselin do krve přežvýkavce)
- nebo další využití v původním prostředí – redukce nitrátů nebo sulfátů



Methanogeneze a metylootrofie

Metanogenní archea

- v anaerobním prostředí při redox potenciálu -350 až - 450mV
- CO₂ využíván jako akceptor elektronů; redukuje CO₂ vodíkem (z fermentace), i metanol, acetát a metylaminy
- **koenzymy**
- přeměna CO₂ na buněčný materiál – dráhu acetyl-CoA syntázy (nevyužívá ribulózodifosfátovou dráhu)

Metylootrofní bakterie

- plynný metan – koncová redukovaná uhlíkatá sloučenina
- umí ho metabolizovat jen specializovaná skupina organismů –obligátní využívají jen metan, metanol, format, CO ...
- v sedimentech v přechodné zóně mezi produkcí metanu a redukcí sulfátů
- **část metanu do atmosféry – současná koncentrace 1,7ppm stoupá ročně o 1%**

Acetogeneze

- Fak. chemoautotrofní anaerobové – redukce CO₂ s H₂ na acetát místo metanu
- menší energetický výtěžek., využívají i CO, formát, metanol...

Cyklus CO

- mikrobi zapojeni v cyklu přímo i nepřímo
- produkce CO – 3-4 mld tun /rok (fotochemická oxidace metanu a jiných CH sl. v atmosféře)
- stopy produkovány při respiraci, rozkladem OH a při fotosyntéze
- v oceánech cca 0,1 mld CO tun/rok (sinice a řasy spolu + fotooxidace org. hm.)
- podobně rostliny a půda
- z fosilních paliv a pálení biomasy – 1,6 mld tun
- doby obratu CO v atmosféře je 0,1 – 0,4 roku
- destrukce CO – fotochemické reakce na CO₂, oceány a půda
- zvláště půda představuje významný sink pro CO (oceány naopak jsou producenti)

Limity mikrobiální recyklace/oběhu C

- podmínky prostředí (nedostatek O, kyselost, vysoká koncentrace fenolů a tanninů)
 - mohou zabránit degradaci (rašeliny, někt. vodní sedimenty...)
 - výsledek - fosilní paliva, odstranění C z oběhu
-
- tvorba huminových látek je meziproduktem mezi oběhem a depozicí fosilních paliv
 - huminy v půdě – staré 20 až 2000 let, rašeliněště ještě starší



Mikrobiální degradace polysacharidů

- biodegradace rostlinných polymerů je významný proces
- přísun org C do půdy – půdní mikrobi – transformace – CO₂ zpět do atmosféry, tvorba huminových materiálů i jednodušších organických molekul pro další populace.
- zažívací trakt býložravců
- recyklované polymery – celulóza, hemicelulóza a chitin...

Celulóza

- v půdě rozklad pomocí hub (*Aspergillus, Fusarium, Phoma, Trichoderma*)
- bakterií (*Cytophaga, Vibrio, Polyangium, Cellulomonas, Streptomyces, Nocardia*)
- pod pH 5,5 převládá degradace vláknitými houbami
- pH 5,7-6,2 různé houby a *Cytophaga*
- pH 7 - *Vibrio* a opět houby
- degradace celulózy za aerobních i anaerobních podmínek
- aerobně – bakterie a houby (min.) – CO₂, voda a biomasa
- anaerobně – *Clostridium* - - nízkomol.mastné kyseliny, CO₂, voda a biomasa

Cyklus vodíku

- rezervoár H je voda – cyklus fotosyntézou a respirací – pomalý koloběh
- hodně H₂ je ve fosilních C-H
- H v organické hmotě – málo, ale rychlá recyklace
- H₂ je produkován biologicky fermentací
- také vedlejší produkt fotosyntézy spojené s diazotrofií
- většina vyprodukovaného H₂ je využita anaer. k redukci NO₃⁻, SO₄²⁻, Fe³⁺ a Mn⁴⁺
- k produkci CH₄
- když H₂ stoupá přes okysličené prostředí je oxidativně metabolizován na H₂O
- jen malá část - 7 mil tun – unikne do atmosféry



- oceány vyprodukují cca 4 mil tun H₂/ rok
- půdy představují sink- konzumenta H₂

- produkce H₂ člověkem – spalování fosilních paliv a biomasy a ve výfukových plynech (40mil tun)
- v atm. fotochemicky dekompozicí metanu (také 40 mil tun)

- vodík z horních vrstev atmosféry se ztrácí do vesmíru (gravitace ho neudrží)

- aerobní využití H₂ – fak. chemolit. „vodíkové“ bakterie (*Alcaligenes*)

- fotosyntéza a respirace – obvykle neprodukují/nekonzumují H₂
- sinice a rhizobia - oddělení fotosyntézy od fixace N₂ vyústí v produkci H₂
- u sinic toto asi jen v labu
- u rhizobií jde o významnou produkci H₂ v polních podmínkách
- mezidruhový transfer H₂ – např. mezi fermentativními a metanogenními složkami

Cyklus kyslíku

- **oxická atmosféra – nejvýznamnější biogeochemická přeměna na naší planetě**
- kyslík z fotosyntézy nejen vytvořil naši atmosféru
- mnoho redukovaných minerálů – Fe a sulfidy
- kyslík uložený v železitých sloučeninách a sulfidech výrazně převyšuje ten v atmosféře
- minerální rezervoáry se podílejí na koloběhu kyslíku do určité míry
- nejaktivnější je atmosferický a rozpuštěný kyslík, CO₂ a H₂O
- nitráty – malý, ale rychle recyklovaný rezervoár
- podobně kyslík v živé a mrtvé organické hmotě
- **O₂ produkovaný fotosyntézou je z atmosféry odstraňován respirací**
- produkce CO₂ a vody štěpené při fotosyntéze
- **Přítomnost/absence O₂ v prostředí rozhoduje o metabolických procesech, které zde probíhají**

- E-zisk aerobní a anaerobní degradace glukózy – 686 kcal-50 kcal. – přednostně aerobní procesy
- někde mikrobiální spotřeba O₂ může vytvořit anaerobní podmínky
- zde pak kyslík jen v organické hmotě – vodní sedimenty a zaplavené půdy
- obrat CO₂, O₂ a H₂O ve fotosyntéze/respiraci je velice vyvážený
- rychlost obratu je díky různé velikosti rezervoárů rozdílná
- CO₂ – každá molekula je asimilována 1x za 300 let
- O₂ – respirována 1x za 2000 let
- H₂O – je rozložena ve fotosyntéze 1x za 2 mil. let

Cyklus dusíku

- v amoniaku, v nitrátech (NO_3^-)
- AK, NK, aminocukry a jejich polymery
- **v atmosféře 79%, $3,8 \times 10^{15}$ tun**
- **$1,4 \times 10^{16}$ v magmatických a sedimentárních horninách – zde ale téměř nepřístupný, nevýměnný amoniak**
- fyz-chem i biologické větrání příliš pomalé, aby ovlivnilo cykly

- přirozená akumulace N – na pobřeží Chile – rozkladem guana – je zde sucho - nedochází k vymývání dusičnanů

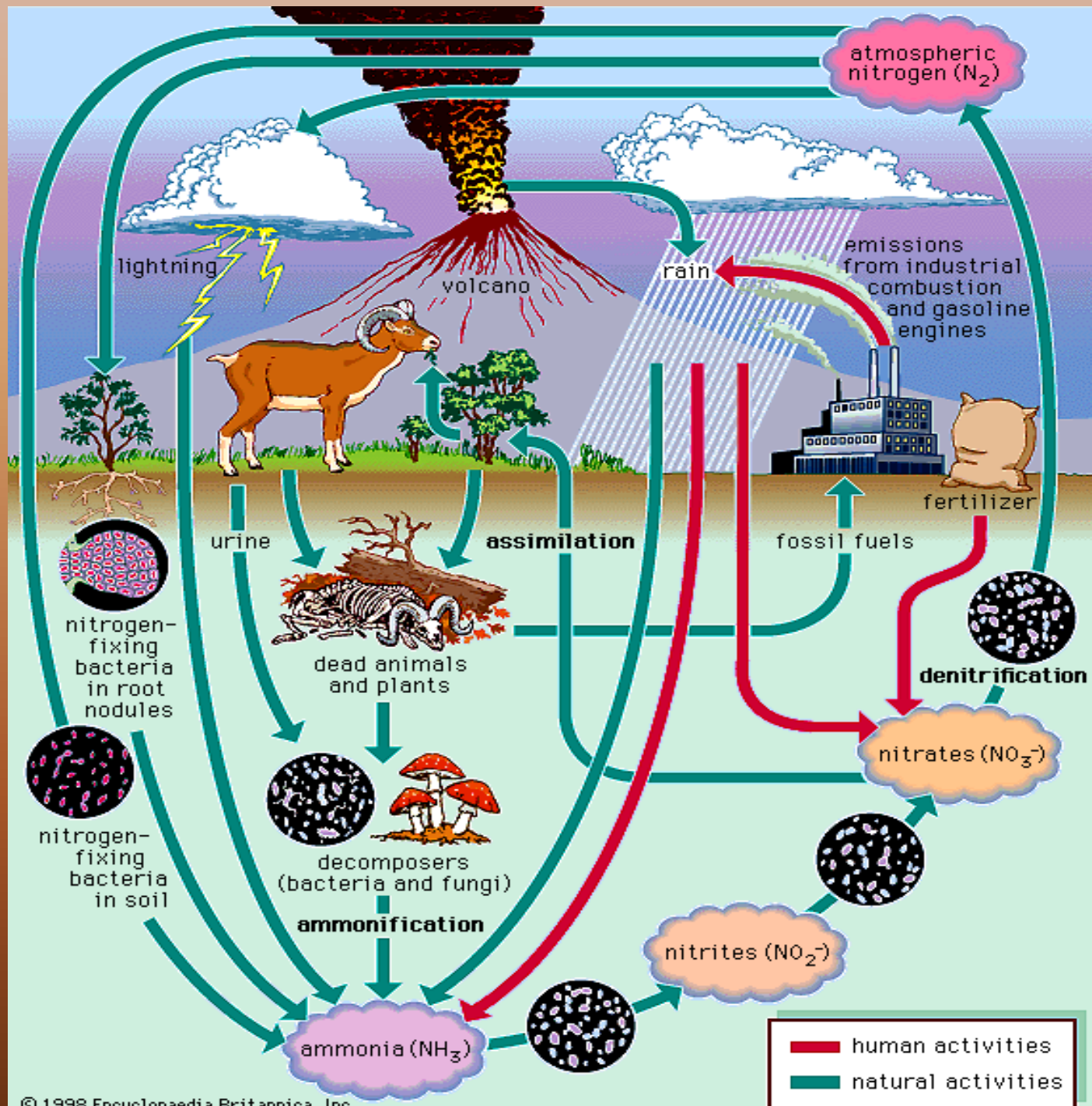
- anorganický N – amoniak, nitrity a nitráty – vysoce rozpustné soli – malý a aktivně recyklovaný rezervoár

- živá a mrtvá organická hmota - malý aktivně recyklovaný rezervoár N.
- org. hmota, humus, představuje významný a relativně stálý rezervoár N

- v tropech - rychlá mineralizace org. hmoty - akumulace opadu a humusu je omezena
- rostliny, živočichové a většina mikrobů vyžaduje kombinované zdroje N
- schopnost fixace N_2
- prostředí často závislá buď na bakteriální fixaci N_2 , nebo na přísunu N hnojivy

- biogeochemická (re)cyklace N je vysoce závislá na mikrobech
- pohyb dusíku z atmosféry přes terestriální a akvatická prostředí – udává produktivitu
- fixace N₂ na souši (135 mil tun) vysoce převyšuje fixaci v oceánech (40 mil.tun)
- antropogenní input - - 30mil tun, spalování 19 mil tun
- fixace leguminózami a jinými plodinami - 44 mil tun - to se blíží celkové fixaci travních porostů
- lesy (40mil tun) a ostatních terestriálních oblastí
- 10mil tun a mořskému prostředí - 40mil tun
- abio. fix. N (vulkanická aktivita, ionizující záření, elektrické výboje) - 10-20% biologické fixace
- mikroorganismy -návrat molekulárního dusíku do atmosféry – denitrifikace
- před vstupem lidstva do cyklů N₂fixace a denitrifikace byly v rovnováze...

Cyklus dusíku



Fixace molekulárního N

- **enzym nitrogenáza, diazotrofové**
- **vysoká citlivost ke O₂**
- k fixaci je ale zapotřebí i ATP, redukovaný ferredoxin a další cytochromy a koenzymy...

- **amoniak je první detekovatelný produkt fixace**
- asimilován do AK - polymerizovány do proteinů

- symbiotická fixace 2-3 řády vyšší, než u volně žijících
- **Vojtěška/Rhizobium – 300kg/ha a rok**
- Azotobacter – 0,5-20,5 kg/ha a rok

- mnoho druhů bakterií je za vhodných podmínek schopno fixovat N₂
- významný je redox potenciál

Cyklus dusíku

Mineralizace dusíkatých látek

Čistá mineralizace, tj. množství uvolněného dusíku zpřístupněné rostlinám dosahuje zhruba **50 až 300 kg N . ha⁻¹ za rok**, jak ve **formě amonné**, tak i ve **formě nitrátů**.

amonifikace

množství mikroorganismů; organický N je mineralizován na NH_4^+ hlavní zdroj dusíku pro rostliny a mikroorganismy

Imobilizace – asimilace anorganického N mikrobní buňkou. Snižuje množství N přístupného rostlinám a zabraňuje ztrátám dusíku vyplavením a volatilizací

Volatilizace – při nadbytku – únik do ovzduší

Nitrifikace – nevyužitý amoniak

nitrifikace

menší množství autotrofních bakterií;



mineralizace N je funkcí teploty, vlhkosti, provzdušnění (nitrifikace je obecně proces striktně aerobní), typu dusíkatých organických látek v prostředí a také pH

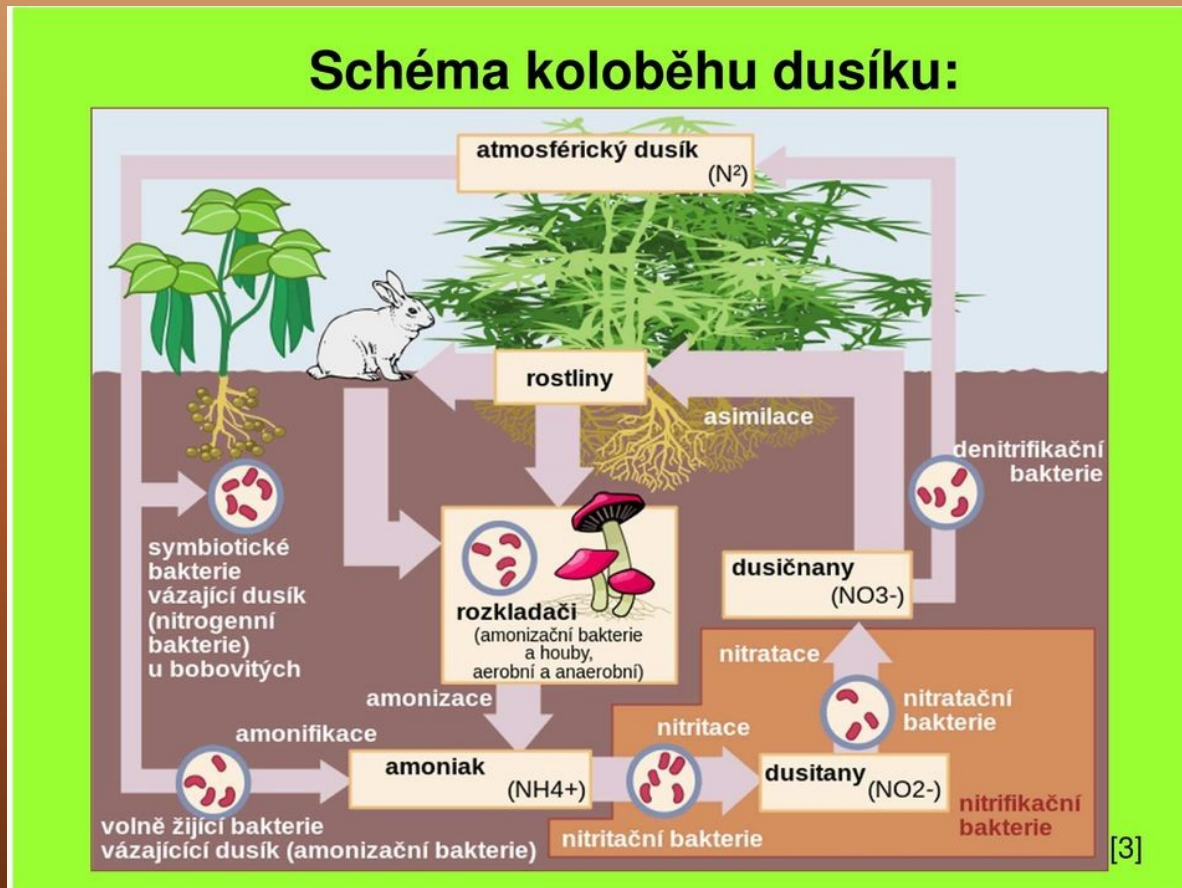
NH_4^+ se v půdě váže na částice

NO_3^- se z půdy vymývá

denitrifikace

Amonifikace

- mnoho rostlin, živočichů a mikrobů – převod organického N na amoniak
- významný proces pro kontinuální produktivity ekosystémů
- kyselých a neutrálních podmínkách – amoniak existuje jako amonný iont
- v alkalických podmínkách může být část uvolněna do atmosféry
- amonný iont asimilován mnoha rostlinami a mikroby – do AK a dalších sloučenin



Nitrifikace

- oxidace amoniaku nebo amonného iontu na nitrity a pak nitráty:
- $\text{NH}_4^+ + 1\frac{1}{2}\text{O}_2 = \text{NO}_2^- + 2\text{H}^+ + \text{H}_2\text{O}$
- $\text{NO}_2^- + \frac{1}{2}\text{O}_2 = \text{NO}_3^-$
- oba kroky jsou oddělené, dělají je jiné skupiny mikrobů
- oba procesy jsou těsně propojené a nedochází k akumulaci nitritů
- **oba procesy uvolňují energii**
- **proces nitrifikace je aerobní**
- oxidace nitritů - dá málo energie (na fixaci 1 molu CO_2 – oxidováno 100 molů nitritů nebo 35 molů amoniaku)
- **v půdě - oxidace amoniaku na nitrity *Nitrosomonas*, oxidaci nitritů na nitráty provádí *Nitrobacter***
(*Nitrosospira*, *Nitrosococcus*, *Nitrosolobus*, *Nitrosovibrio*....)
- nitrifikace významná v půdách – přeměna amoniaku na nitráty
- **změna náboje z pozitivního na negativní**
- **pozitivně nabitý amonný iont je vázán na negativně nabité jílové minerály**
- **negativně nabité nitráty volné – mohou být vymyté – ztráty a ekologické důsledky**

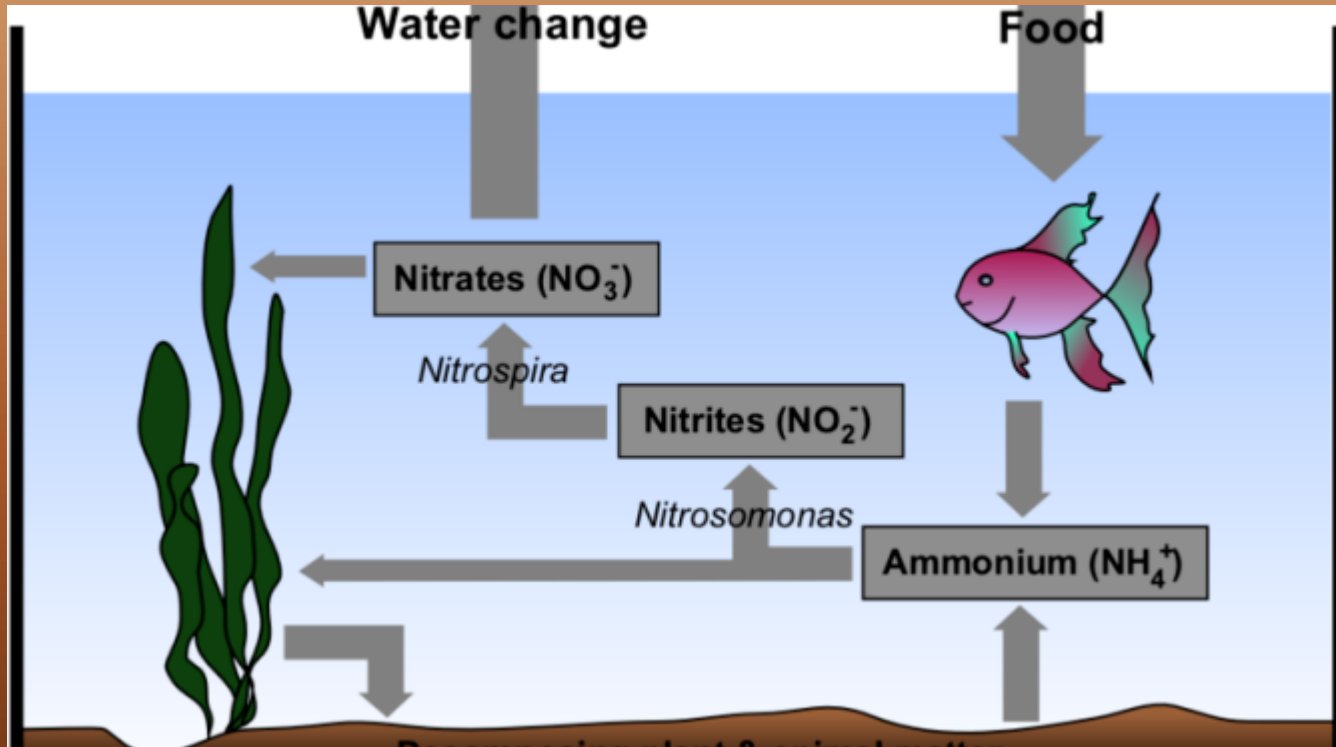
Redukce nitrátů a denitrifikace

- nitrát může být zabudován mnoha organismy do organických látek
- tzv. asimilační nitrátové redukce – dělá to mnoho mikrobů (bakterie, houby, řasy)
- mnoho enzymových systémů včetně nitrát a nitrit reduktázy – vznikne amoniak a ten do AK
- normální koncentrace O₂ neinhibuje reakci
- **za nepřítomnosti kyslíku nitráty mohou sloužit jako terminální akceptory elektronů**
- respirace nitrátů - tzv. disimilační redukce nitrátů
- nitráty jsou přeměněny na celou řadu redukovaných sloučenin a zároveň je oxidována org.hmota mnohem větší zisk energie než fermentace

dva typy disimilační redukce nitrátů:

- Fakultativní anaerobové – Alcaligenes, Escherichia, Aeromonas, Enterobacter, Bacillus,
- Flavobacterium, Nocardia, Spirillum, Staphylococcus, Vibrio – redukují nitráty za
- anaerobních podmínek na nitrity, ty exkretovány, případně někteří mikrobi je mohou
- redukovat na amoniak (amonifikace nitrátů) . Tyto organismy neprodukují plynné dusíkaté
- produkty – tedy nejde o denitrifikaci. Amonifikace nitrátů je významná ve stojaté vodě,
- čistírnách odpadních vod a v některých sedimentech, Na rozdíl od asimilační redukce nitrátů,
- není disimilační redukce nitrátů inhibována amoniakem; takže amoniak může být exkretován
- ve větším rozsahu. Ve srovnání s denitrifikací ale jde z ekologického hlediska o méně
- významný proces pro redukční odstranění nitritů a nitrátů.

- denitrifikace a nitrifikace v půdě často těsně vedle sebe
- významná část NO_3^- vytvořená nitrifikací difunduje do anaerobní denitrifikační zóny-redukována na N_2 .
- někt. organismy denitrifikují jen za anaerobních podmínek (*Paracoccus denitrificans*)
- někt. respirují nitráty i za přítomnosti kyslíku (*Pseudomonas*, *Aeromonas*, *Moraxella*, *Arthrobacter*)



- cyklus N a jeho regulace je velice významná v zemědělských oblastech z hlediska zajištění zemědělské produkce i udržení kvality pitné vody
- přístupnost fixované formy N v půdě je dána rovnováhou fixací N – denitrifikací - dusíkatých hnojiv –
- odčerpáním dusíku zemědělskými plodinami
- správná aplikace N hnojiv musí vzít v úvahu - rozpustnost a „vyluhování“ hnojiva, intenzitu mikrobiálních aktivit
- N hnojiva jsou aplikována jako amonná sůl, nebo močovina
- tradičně střídání zemědělských plodin
- leguminózy – symbiotická fixace dusíku, zaorání

- Vojtěška - 100-280 kgN/ha
- Jetel červený – 75-175 kg/ha
- Vikev – 60-140 kg/ha
- Soja (USA) -60-100 kg/ha

Cyklus síry

- Síra - reaktivní prvek - valence -2 až +6
- AK a jejich polymery (-SH)
- málokdy jde o limitující živinu
- sulfáty (kromě sulfátů Fe a Ca) jsou dobře rozpustné
- v mořské vodě – velký pomalu cyklovaný rezervoár
- živá a mrtvá organická hmota – menší, ale rychleji cyklovaný rezervoár
- zásoby síry v kovových sulfidech hornin, S a fosilní paliva – spalování fosilních paliv
- organismy - asimilují síru ve formě sulfátů – pro zabudování do cysteinu, methioninu a koenzymů
- rozkladem organosulfátů vznikají merkaptany a H₂S (desulfurace, podobná amonifikaci)
- v mořském prostředí je hlavním produktem rozkladu organické síry dimethylsulfid (DMS)
- DMS je uvolňován během konzumace fytoplanktonu a rozkladu, uniká z oceánů
- další významný produkt je H₂S, může reagovat s O₂ v atmosféře
- za anaerobie sloužit jako akceptory elektronů a organické substráty jsou oxidovány

- **Přeměny síry:**
- **Mineralizace org. sloučenin**
- Aerobní i anaerobní mikroorganismy
- Aerobně – na sírany přijatelné rostlinou SO_4^{2-}
- Anaerobně na H_2S – toxický
- **Desulfurifikace**
- Redukce SO_4^{2-} , siřičitanů, sirnatů až na H_2S .
- Desulfurifikační bakterie - anaerobní - *Desulfovibrio*
- energii na asimilaci CO_2 získávají oxidací vodíku kyslíkem uvolněným redukcí síranů.
- **Sulfurifikace**
- Oxidace anorg. sloučenin sirnými bakteriemi na sírany.
- Oxidace sirovodíku na H_2SO_4 . Ukládají ve svých tělech elementární síru. Sníží-li se koncentrace H_2S v prostředí, akumulovaná síra se oxiduje na H_2SO_4 .
- **Imobilizace**
- Sirnaté aminokyseliny - na bílkoviny
- Dočasný proces, po odumření se síra uvolňuje

Oxidativní transformace síry

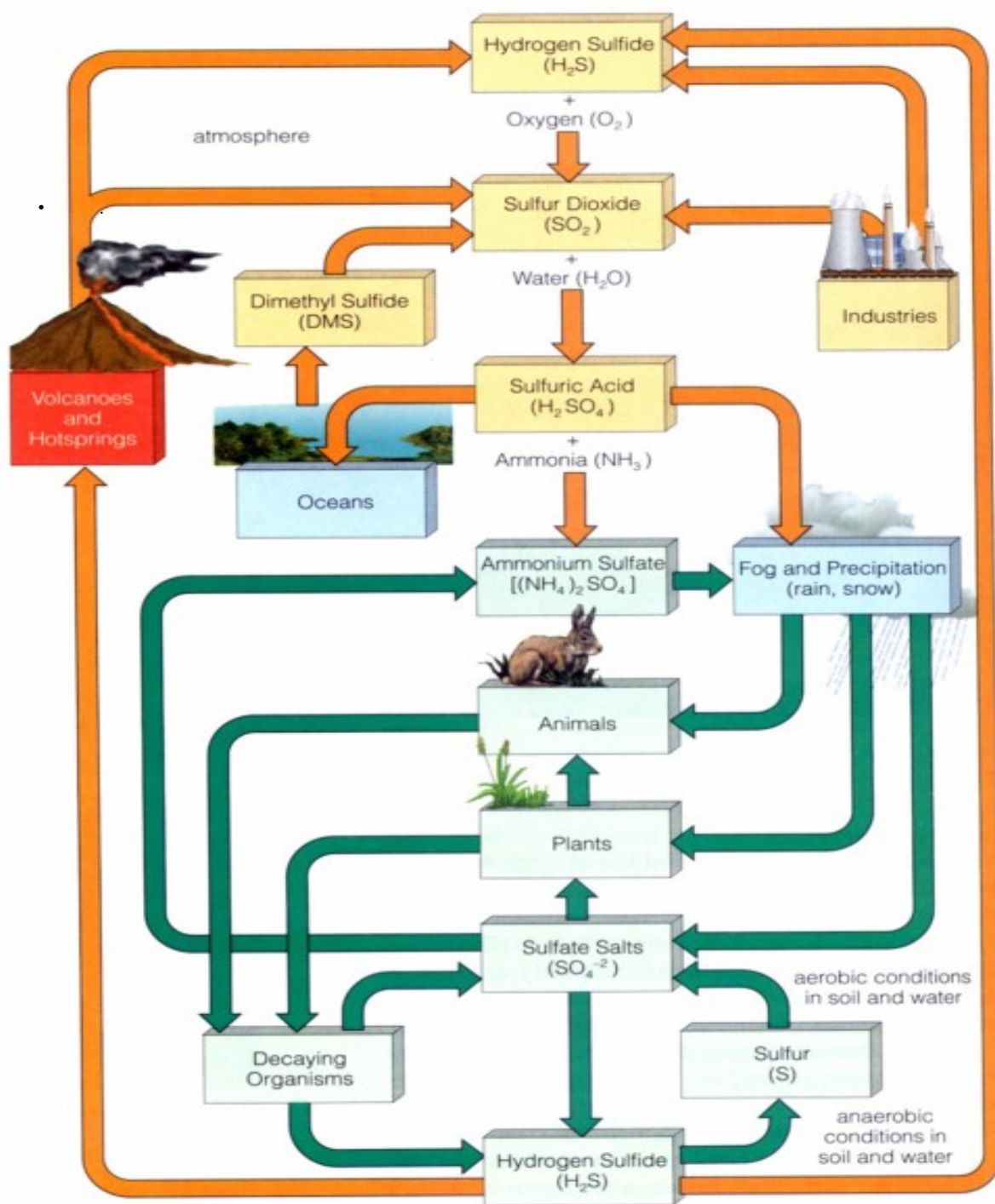
- oxidace H_2S – deposity síry v buňkách
- vláknité mikroaerofilní bakterie schopné *Beggiatoa*, *Thioploca*, *Thiothrix*, *Thermothrix* – gradientové organismy
- nacházejí se na rozhraní anaerobního prostředí sedimentů/vody
- *Thiobacillus thiooxidans* a *T. ferrooxidans* – mikrobiální loužení rud
- H_2S může být v anaerobii oxidován – fotosyntetické sírné bakterie
- některé sinice jsou schopné oxigenní i anox. fotosyntézy – podílí se na fototrofní oxidaci H_2S
- výjimku tvoří ekosystémy hlubokomořských hydrotermálních prúdů
- sráží síra a z kovových sulfidů se vytváří sloupec nazývaný „white or black smokers“
- ekosystém založen na využití chemoautotrofní oxidace redukované síry – především *Beggiatoa*, *Thiomicrospira* a další...



Reduktivní transformace síry

- Voda –H₂O- v oxygení a H₂S v anaerobní fototropii mají podobné f-ce
- S může být použita k respiraci
- *Desulfuromonas acetoxidans* - roste na acetátu, anaerobně redukuje stechiometrická množství S na H₂S: $\text{CH}_3\text{COOH} + 2\text{H}_2\text{O} + \text{S}_0 = 2\text{CO}_2 + 4\text{H}_2\text{S}$
- zisk volné energie je malý (-5,7kcal/mol)v anaerobních sedimentech bohatých na sulfid a S
- konsorcium s *Chlorobiaceae* - které fotooxidují H₂S na S (pak vylučují)
- *Desulfuromonas* regeneruje H₂S respirací síry

- hydrotermálních prúdů
- archea schopné respirace síry s plynným vodíkem – H₂S
- *Thermoproteus*, *Pyrobaculum*, *Pyrodictium*



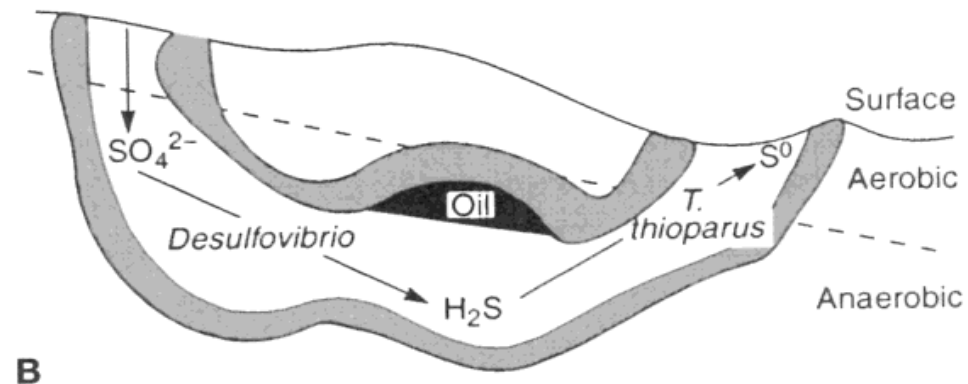
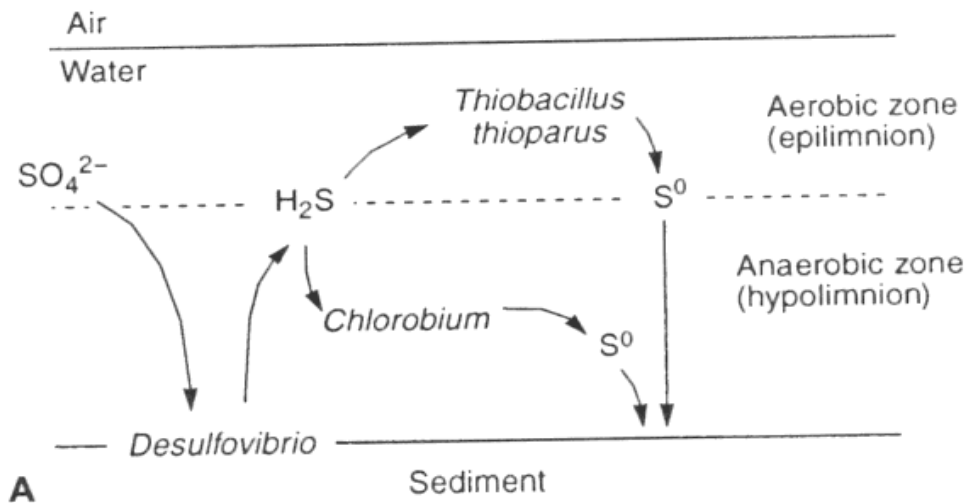


Figure 11.9

The biological deposition of sulfur (A) in a lake and (B) in geological strata. Sulfate is converted to H_2S in anaerobic zones. The H_2S is oxidized by *Thiobacillus thioparus* in both cases and in the lake habitat also by *Chlorobium*, forming and leading to the deposition of elemental sulfur. In geological strata, oil or gas deposits supply organic matter for sulfate reduction.

Biogeneze síry

- v některých Libyjských jezerech napájených artézskými prameny s H_2S
- mikrobiální fotooxidace H_2S
- redukce sulfátů přispívá k atmosférickému cyklu síry
- biogenní sulfát uvolněný do atmosféry – 142 milionů tun(menší polovinu představuje H_2S)
- těkavé organosírné sloučeniny – dimethylsulfid, karbonsulfid, karbonyl sulfid
- hlavní zdroj veškeré těkavé síry je oceán (+ z bažin a jezer)
- půda je naopak „sink“ pro tyto sloučeniny
- různé thiobacily rychle oxidují tyto sloučeniny na sulfáty
- v atmosféře podléhají oxidačním a fotooxidačním reakcím – výsledkem jsou sulfáty

Cyklus fosforu

- biogenní prvek – v živých systémech je především ve formě esterů a NK
- fosfátové vazby v NK, fosfát je základní částí ATP, fosfolipidy v membránách...
- velké pomalu „cyklované“ rezervoáry fosfátů jsou v mořském a i ostatních akvatických sedimentech
- malý, ale dost aktivně se podílející na koloběhu jsou rozpuštěné fosfáty v půdě a ve vodě a fosfáty v organické hmotě
- **Obsah P v půdě závisí na matečné hornině a obsahu org. látek. Je ho asi jen 0,02-0,2% (25-70% organicky vázaný).**
- inertní rezervoár – fosfátové horniny – apatit
- ten je čím dál více využíván pro hnojení
- většina nakonec ztracena v mořském prostředí – sedimenty
- **Rostliny nejlépe přijímají aniont H_2PO_4^- , méně HPO_4^{2-}**
- primární fosfáty – např. H_2PO_4 – dobře rozpustný
- sekundární a terciární fosfáty více a více nerozpustné
- na hnojiva jsou terciární fosfáty upravované působením kyselin na „superfosfáty“

Koloběh tvořen 3 pochody:

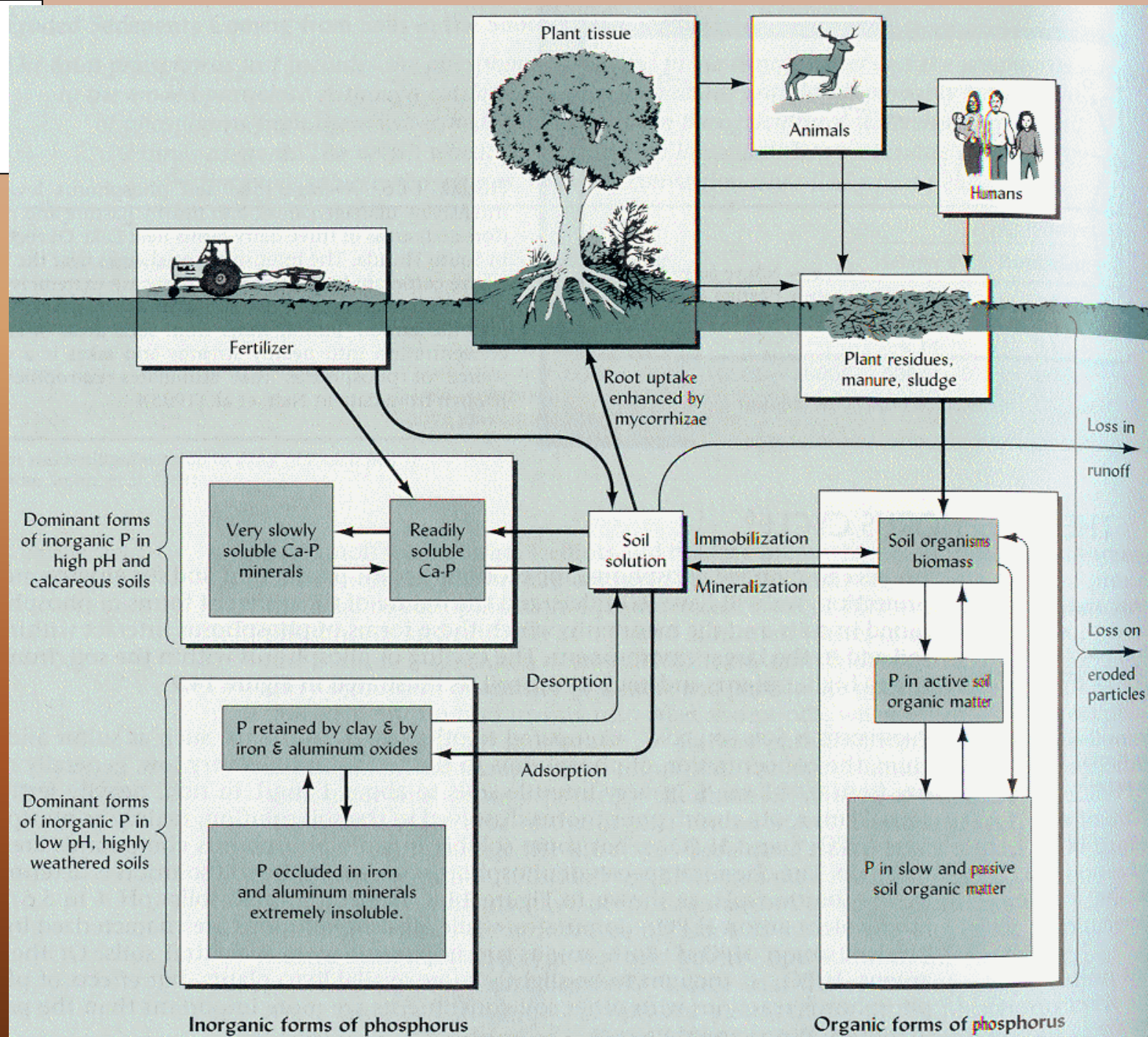
- **Mobilizace P z organických sloučenin.** Fosfor je uvolňován převážně přímou aktivitou enzymů zvaných **fosfatázy**.
- **Mobilizace (solubilizace) P z anorganických sloučenin**

Mikroorganismy tvoří a uvolňují i celou řadu **anorganických** (kyselina dusičná, sírová) i **organických** (kyselina octová, máselná, jantarová atd.) **kyselin**, tyto disociují a kationt H^+ působí pozitivně na rozpouštění fosfátů.

Koncentrace fosforu v půdním roztoku není veliká, ale nesmírně důležitá pro příjem fosforu rostlinami i mikroorganismy. Uvádí se, že díky odběru fosforu z tohoto zdroje intenzivně rostoucími rostlinami se může obsah fosforu v půdním roztoku obnovovat za den 50 až 250krát. Rostlinami a mikroorganismy odebraný fosfor **je kontinuálně doplňován** z jiných zdrojů, jak abioticky, tak z **velké části za pomoci organismů**.

- **Imobilizace anorg. P**

Cyklus fosforu



- mikrobiální koloběh fosforu většinou nemění oxidační stupeň fosforu
- přeměna anorg. na organický fosfát
- nebo nerozpustného imobiliz. na rozpustný „mobilní“ fosfát

- fosfát není redukován mikroby, využít fosfát jako terminální akceptor
- finálním produktem redukce by byly fosfiny – PH_3
- těkavé a při styku s kyslíkem podléhají samovznícení
- produkce fosfinů je někdy pozorována poblíž pohřebních míst a mokřadů – dekompozice org. hmoty
- fosfiny mohou také zapálit metan produkovaný v těchto prostředích – bludičky, samouhoření...?



- fosfáty kombinované s vápníkem – pak nerozpustné a nepřístupné
 - někt. heterotrofní mikroorganismy jsou schopné fosfáty rozpouštět organickými kys.
 - rostliny a mikroorganismy lehce přijímají rozpustné formy anorganických fosfátů
 - asimilují je do organických fosfátů
-
- mikrobi pomáhají rostlinám přijímat fosfáty, mohou ale s nimi také o ně soutěžit
 - často je produktivita limitována koncentrací fosfátů – ve vodném prostředí
 - sezónní fluktuace v koncentraci fosfátů – souvisí s rozvojem řas a sinic
 - srážení v mořském prostředí silně limituje primární produkci
 - kvetení vod – vysoká koncentrace organických látek – následně jejich dekompozice – anoxigenní podmínky – úhyn ryb



Cyklus železa

- 4. nejrozšířenější prvek v zemské kůře
- jen malé množství je k dispozici pro biogeochemické cykly
- ty sestávají převážně z oxidačně-redukčních reakcí

- Fe^{3+} - v alkalickém prostředí se sráží – $\text{Fe}(\text{OH})_3$
- v anaerobní prostředí redukován na Fe^{2+} - rozpustnější
- za určitých podmínek - dostatek H_2S k vysrážení železa jako sulfid FeS

- org. látkách - připojeno k organickým ligandům chelatací
- chelatované ionty mohou podstoupit oxidačně-redukční transformace
- využito pro transport elektronů – cytochromy řetězců
- téměř všichni mikrobi vyžadují železo- kofaktor mnoha enzymů, regulačních proteinů
- železo je ale často limitující prvek ($\text{Fe}(\text{OH})_3$ – nerozpustný)
- bakterie – produkce tzv. sideroforů
- usnadňují rozpouštění a příjem železa
- přebytek Fe je pro buňku toxický

- aktivita bakterií oxidujících železo může vést k vytvoření depozitů železa
- spodní voda pronikající na povrch rozpouští Fe^{2+} - na povrchu je oxidováno na Fe^{3+}
- vysráží se jako hydroxid železitý a vytváří depozity železa – ty byli využívány k tavení železa

- většina železa v biosféře - Fe^{3+}
- anaerobní podmínky - může docházet k redukci železa na Fe^{2+}
- (Bacillus, Pseudomonas, Proteus, Alcaligenes, Clostridia, Enterobacteria)

- v půdě je redukce železa spojována s procesem oglejování
- anoxygenní podmínky (půda zaplavená vodou, vysoký obsah jílu)
- vedou ke tvorbě redukovaných Fe^{2+} iontů –zelenavě šedá barvu a mazlavou konzistenci
- dominuje Bacillus a Pseudomonas



Cyklus manganu

- esenciální, je oxidován a redukován – Mn^{2+} - Mn^{4+}
- stabilita závisí na pH a redox potenciálu
- vodních prostředích (mořských i sladkovodních) se vysráží typické Mn sraženiny
- Mn v nich pochází z anaerobních sedimentů a je oxidován a vysrážen nejméně za pomoci bakterií
- Mn je vzácná a strategická surovina – proto je uvažováno o těžbě hlubokomořských ložisek
- v anaerobních podmínkách mikrobiální redukci Mn^{4+} na Mn^{2+} (zvýšenou rozpustnost a mobilitu)



Cyklus vápníku

- důležitý v cytoplazmě a je vyžadován pro aktivitu enzymů
- stabilizuje také strukturální komponenty buněčné stěny
- význam biol. srážení a rozpouštění ve formě karbonátu (CaCO_3) a bikarbonátu ($\text{Ca}/\text{HCO}_3/2$)
- srážení uhličitánů se také podílí na tvorbě exoskeletonu mikroorganismů a bezobratlých
- obratlovci ukládají karbonáty v kostech a zubech

- bikarbonát vápenatý je dobře rozpustný ve vodě, karbonát mnohem méně
- rovnováha mezi HCO_3^- a CO_2 je ovlivňována CO_2 , který se rozpouští ve vodě jako H_2CO_3
- pH silně ovlivňuje tvorbu H_2CO_3 , slabé kyseliny a jejich solí
- zvýšené pH - rozpouštění karbonátů
- pokles pH - podporuje srážení
- nejvýznamnější proces přispívající k srážení CaCO_3 je fotosyntéza

- v mořské vodě hl. rozp. formou vápníku bikarbonát
- v rovnováze s karbonátem a CO_2 :
- $\text{Ca}(\text{HCO}) = \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$
- když fotosyntéza odstraní CO_2 , rovnováha se posune od bikarbonátu k karbonátu
- ten se vysráží – fotosyntéza sinic vedla ke tvorbě vápnných stromatolitů, tvorba korálů

- bílé doverské útesy byly vytvořeny biologicky srážením Ca karbonátu- Foraminifera
- Mg je také dvojmocný, chová se jako Ca a je ho v mořské vodě dostatek
- Ale $MgCO_3$ je v mořské vodě lépe rozpustný než $CaCO_3$
- proto je přednostně využíván vápník ve schránkách mořských živočichů
- Mikrobiální procesy vytvářející kyseliny přispívají k rozpouštění
- a mobilizaci karbonátů
- Ca lehce reaguje s fosfátovým iontem, který pak není dostupný pro příjem
- $3Ca^{2+} + 2PO_4^{3-} = Ca_3(PO_4)_2$
- produkce organických a anorganických kyselin mikroby rozpouští srážené fosfáty – mobilizace P v půdách a sedimentech



Cyklus křemíku

- 2. prvek v zemské kůře (28% podle váhy)
- především ve formě SiO_2 a silikátů, solí kyseliny křemičité
- rozpustnost kyseliny křemičité je malá
- biologická role Si - strukturální účely – traviny, pár bezobratlých
- mikrobi - exoskeleton významných skupin jako rozsivky, radiolaria...
- rezidenční doba rozpuštěného křemíku v povrchových vodách – zhruba 400 let, oceán 15 tisíc let
- rozsivky hrají nejdůležitější roli ve srážení rozpuštěného křemíku
- filtrace v laboratořích a při výrobě dynamitu z nitroglycerinu
- rozpuštěná kyselina křemičitá je esenciální (a někdy limitující) živina pro rozsivky
- srážení křemíku může inkrustovat a uchovat mikrobiální buňky
- horkých pramenech se tvoří dočasné křemičité stromatolity
- biofilmy v těchto pramenech se stává pasivně inkrustovaný křemíkem



Vztahy mezi cykly jednotlivých prvků

- cykly se vzájemně ovlivňují, pokud na sobě nejsou přímo závislé
- redukční část cyklů N, S, Fe a Mn je poháněna energií organických substrátů z fotosyntézy
- chemolitotrofní reoxidace N, S, Fe a asi i Mn jsou spojeny s konverzí CO₂ na buněčný materiál, opět zahrnují cykly C, H a O
- rozpouštění, příjem a srážení Ca a Si jsou přímo energeticky vázané na fotosy. a resp. cykly C, H a O
- kyseliny z nitrifikace a oxidace síry pomáhají mobilizovat P
- fotosyntéza nebo respirace jsou nezbytné pro příjem P a jeho konverzi v vysokoenergetické fosfáty
- Síra je oxidována s redukcí nitrátů (*Thiobacillus denitrificans*)
- nekt. extrémně termofilní metanogeni mohou přenášet vodík na CO₂ i na elementární síru
- z potenciálních akceptorů e⁻ využívají mikrobi ty, které dávají nejvyšší výnos energie
- každý akceptor elektronů je využíván v různém redox potenciálu

- cykly - částečně výsledkem metabolické regulace v rámci jedné populace
- také výsledkem soutěže mezi populacemi s různými metabolickými schopnostmi
- fak. anaerobové zastaví jejich účinnou fermentativní či disimilační redukci nitrátů za přítomnosti kyslíku
- bez kyslíku jsou Fe^{3+} , Mn^{4+} a NO_3^- nejvíce oxidujícími akceptory elektronů
- redukující nitráty, získají více energie – více biomasy na jednotku využitého substrátu a potlačí organismy redukující sulfáty
- posloupnost využívání akceptorů elektronů může být pozorována v horizontálních vrstvách
- s narůstající hloubkou ve vodních sloupcích a sedimentech (Vinogradského kolona)

