

AINERINGE, SÜSINIKURINGE

Aineringe, ainete ringkäik, ainete pidevalt korduv ringlemine looduses: maakeral tervikuna või eri geosfääride (atmo-, hüdro-, lito- ja biosfääri) vahel. A-e põhilised energiaallikad on Päikese kiirgus ja Maa sisejõud.

Biogeokeemiline tsükkel on biosfääris nii looduslike kui ka inimtekkeliste süsteemide vahel toimuv aine- ja energiaringe. B. t-i liikumapanev jõud on Päikese energia ning sellel põhinev elusaine tegevus. **B. t. kirjeldab aine liikumist ja muundumist biogeokeemiliste protsesside toimel ökosüsteemis.** B. t. sisaldab füüsikalisi protsesse nagu lahustumine, sadenemine, aurustumine ja seondumine; keemilisi protsesse nagu biosüntees, biodegradatsioon; erinevaid füüsikaliste ja keemiliste muutuste kombinatsioone. Kõik elusorganismid osalevad b.t.-s, kuid mikroorganismidel on selles põhiosa.

Bioloogilise a-e kulg on järgmine: rohelistes taimedes tekib orgaaniline aine, seda kasutavad muud organismid, seejärel orgaaniline aine lagundatakse mineraalaineks, süsinikdioksiidiks, veeks jt. aineteks ning hiljem tekib neist uus elusaine. Eriti oluline on **süsiniku-, lämmastiku-, fosfori- ja väävliringe**. A-e toimub **ökosüsteemides** ja nende allosades, kusjuures aine mingi seisund võib korduda tundide, päevade, aastate või pikemate ajavahemike järel.

Energia voog kulgeb läbi ökosüsteemi, toitained ringlevad ökosüsteemis.

Elusaine komponendid e. biogeensed elemendid

Põhielemendid (20-60 aatom %) vesinik H, süsinik C, hapnik O - vajalikud kõikides raku orgaanilistes ühendites.

Makroelemendid (0,02-2 aatom %) lämmastik N - aminohapetes ja valkudes, naatrium Na, magneesium Mg - kofaktor ensüümides ja klorofüllis, fosfor P- nukleinhapetes ja osaleb energia ülekande reaktsioonides raku, väävel S - valkudes, kloor Cl, kaalium K, kaltsium Ca kofaktor ensüümides, koostisosa membraanides.

Mikroelemendid (<0,001 aatom %) boor B, räni Si, vanaadium V, magneesium Mn, raud Fe, koobalt Co, vask Cu, tsink Zn, molübdeen Mo, jood I. Toimid raku ensüümide kofaktorid.

Biogeensete elementide ringlemise kiirus on ligilähedaselt proportsionaalne elemendi kogusega biomassis va. Fe, Mn, Ca, Si.

Biogeensed elemendid esinevad ökosüsteemis erinevates keemilistes vormides. Elemendi erinevaid keemilisi vorme ökosüsteemis nimetatakse reservuaariks. Sõltuvalt ökosüsteemi tüübist erinevad biogeensete elementide reservuaaride suurused (kogused).

Aineringe kiirus ja varude suurus.

93 % hapnikust ja 99% süsinikust maakeral paikneb setetes. Vähem kui 1 % süsinikust on aktiivses ringluses. Biosfääris paikneb süsinik väga ebaühtlaselt - suurem osa maismaal. Süsiniku viibeaeg maismaa taimestik on u. 15-20 a., ookeanides veetaimedes u. 1 kuu. Seega süsiniku (ja hapniku ning vesiniku) - ringe on ookeanis tunduvalt kiirem kui maismaal.

Süsinikuringe

Kiire süsinikuringe: süsiniku sidumine elusainesse toimub fotosünteesi vahendusel. Rohelised taimed sünteesivad atmosfääris olevast CO₂ orgaanilisi ühendeid. Osa fotosünteesil seotud süsinikust läheb tagasi atmosfääri CO₂-na raku hingamise kaudu, osa aga taimtoidulistesse organismidesse. Taimtoidulised organismid omakorda hingavad osa süsinikku ja osa seovad organismi kudedesse. Enamus orgaanilisest ainest lõpuks lagundatakse ja süsinik jõuab tagasi atmosfääri CO₂-na.

Süsiniku sidumine $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{energia} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O})_n + \text{O}_2$

Aeroobne hingamine $(\text{CH}_2\text{O})_n + \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{energia}$

Anaeroobne hingamine $(\text{CH}_2\text{O})_n + \text{X}_{\text{ox}} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{X}_{\text{red}}$
 "X_{ox}" võib olla nitraat (NO₃⁻), sulfaat (SO₄²⁻), väävel (S⁰), rauaioonid (Fe³⁺)

Aeglane süsinikuringe: lubjakivi ja fossiilsete kütuste teke. Molluskid seovad vees lahustunud CO₂ ja tekib CaCO₃

(kaltsiumkarbonaat), millest koosnevad molluskite karbid. Surnud molluskite karbid sadenevad ja selle tulemusena tekkis lubjakivi. Lubjakivi võib vees lahustuda ja CO₂ vabaneb. Fossiilsed kütused (kivisüsi,

Süsiniku peamised reservuaarid

Reservuaar	miljard tonni
Atmosfäär enne 1850	560-610
Atmosfäär 1978	692
Ookeanid ja magevesi	
Anorgaaniline	35000
Orgaaniline	1000
Maismaa	
Mulla orgaaniline aine	1500
Setted	10000000
Fossiilsed kütused	10000
Mikroobne biomass	353-546
Ookean + setted	303-2.2
Muld	26
Kogu maismaa	22-215

nafta, maagaas) tekkisid iidsete taimede ja loomade jäänustest kõrge temperatuuri ja rõhu toimel maakoos. Fossiilsete kütuste kasutamisel vabaneb CO₂ atmosfääri.

Orgaanilise aine anaeroobne lagundamine

Keerulised polümeerid nagu tselluloos, tärklis, valgud lagundatakse monomeerideks seente ja tsellulolüütiliste bakterite (*Bacteroides succinogenes*) poolt.

Monomeersed alaühikud (suhkrud, aminohapped) lagundatakse kääratajate bakterite poolt (*Clostridium butyrium*) mille tulemusena tekivad orgaanilised happed [butüraat (CH₃CH₂CH₂COO⁻), propionaat (i.e. CH₃CH₂COO⁻) ja alkoholid.

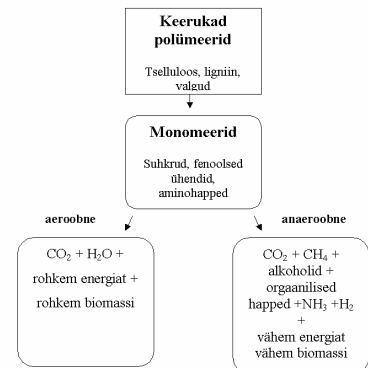
Edasine kääritamine toimub süntroofsete bakterite *Syntrophomonas sp.* and *Syntrophobacter sp.* poolt, mis toodavad atsetaati (CH₃COO⁻), süsinikdioksiidi (CO₂), and molekulaarset vesinikku (H₂).

Süsinikdioksiidi, molekulaarset vesinikku ja atsetaati kasutavad metanogeenid (arhed) metaani (CH₄) tootmiseks.

Metanogees ja metanotroofia

Metanogeenid $CO_2 + 4 H_2 \rightarrow CH_4 + 2 H_2O + \text{energia}$
elektroni doonor on vesinik, elektroni aktseptor on CO₂, ranged anaeroobid, kemolitotroofid

Metanotroofid $CH_4 + 2 O_2 \rightarrow CO_2 + 2 H_2O + \text{energia}$
metaan on elektroni doonor, hapnik on elektroni aktseptor
elavad anaeroobse ja aeroobse keskkonna piiri peal
metaani monooksügenaas näitab metanotroofide olemasolu keskkonnas



Metanogeenid

Metanogeenid on fülogeneetiliselt ja morfoloogiliselt mitmekesised arhed hõimkonnast *Euryarchaeota* (*Methanococcales*, *Methanobacteriales*, *Methanosarcinales*, *Methanomicrobiales*, *Methanopyrales*). Sõltuvalt fülogeneetilisest kuuluvusest kasutatakse erinevaid substraate (H₂, CO₂, metanool CH₃OH, formaat HCOO⁻) metaani sünteesiks. Lisaks fülogeneetilisele mitmekesisusele iseloomustab metanogeene suur ökoloogiline mitmekesisus (psührofiilid-termofiilid, asidofiilid-alkalofiilid, halofiilid).

Toitumistüübi alusel jagatakse metanogeenid 3 rühma:

- 1) hüdrogenotroofid (38 liiki) – oksüdeerivad H₂ ja redutseerivad CO₂
- 2) toodavad metaani metanoolist, metüülamiinidest või dimetüülsulfaadist, H₂ kasutatakse elektroni doonorina (20 liiki)
- 3) atsetotroofid (9 liiki) – kasutavad atsetaadi metüülrühma metaani sünteesiks

osad liigid omavad mitut toitumistüüpi

Võtmeensüüm metanogeesis on metüülkoensüüm M reduktaas (mcrA). See ensüüm osaleb metaani sünteesi viimases etapis ja katalüüsib koensüüm M-ga seotud metüülrühma redutseerimist.

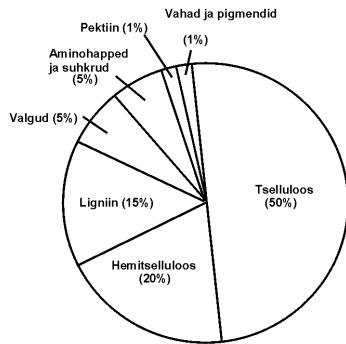
Metanotroofid

Metanotroofid on võimelised oksüdeerima ühe süsinikuga orgaanilisi ühendeid, kasutades neid elektroni doorina ja C-allikana. Eanik metanotroofe kuulub β- ja γ-Proteobakterite hulka. Olulisemad metanotroofid kuuluvad sugukonda *Methylococcales* (perekonnad *Methylomonas*, *Methylobacter*, *Methylmicrobium*, *Methylococcus*). Sellele sugukonnale on iseloomulik suur morfoloogiline mitmekesisus (kepid, kokid, vibriid). Nad on obligaatseid aeroobid ja metaani metabolismi järgi jagunevad metanotroofid kahte rühma. Tüüp 1 rühma metanotroofid assimileerivad metaani ribuloosmonofosfaadi raja kaudu ja neil puudub täielik tsitraaditsükkel, tüüp 2 rühma metanotroofid assimileerivad metaani seriini raja kaudu. Neile kahele rühmale lisandub veel rühm X, mille liikmeid iseloomustab võrreldes rühm 1-ga kasv kõrgema temperatuuri juures.

Metaani monoooksügenaasi (MMO) vahendusel toimub metaani oksüdeerimise esimene etapp. Metaani monoooksügenaasi kompleks koosneb 3 valgust: reduktaas (MMOR); valg B (MMOB) (regulatsioon); hüdrokülaas (MMOH). Kuus MMO geeni (*mmoX*, *mmoY*, *mmoB*, *mmoZ*, *orfY* and *mmoC*) on tugevalt konserveerunud kõigis metanogeenides. MMO võib olla rakus lahustunud kujul (sMMO) või membraaniga seotult (pMMO). Tüüp 1 kuuluvad bakterid ei sünteesi sMMO-d

Mikroorganismide osa orgaanilise aine lagundamisel

Taimne biomass koosneb peamiselt polümeersest orgaanilistest ühenditest. Enamik looduslikke polümeere on raskesti lagundatavad. Polümeerid ei lahustu vees, kuid mikroobide elutegevuseks on vajalik vesi. Looduslikud polümeerid on liiga suured, et neid bakteri või seene raku transportida. Esmene polümeeride lagundamine toimub eksoensüümide vahendusel. Polümeeride lagundamine monomeerideks on limiteerivaks lülks orgaanilise aine lagundamisel looduses.



Orgaaniliste süsinikuühendite sisaldus taimejäänustes

Lahustuvad komponendid. Taimejäänused sisaldavad vees lahustuvaid komponente- aminohapped, orgaanilised happed ja suhkrud. Need ühendid kasutatakse kiiresti mikroobide poolt.

Tselluloos moodustab peamise osa looduslikest polüsahhariididest (15-50% taime kuivkaalust). T. lagundamine toimub eksoensüümide abil, monomeerid (glükoos) sisenevad raku. T. lagundavaid ensüüme nim. tsellulaasideks (eksotsellulaasid ja endotsellulaasid). Esmased t. lagundavad seened on *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium* ja bakterid: aroobsed- *Cellulomonas*, *Cellovibrio*, *Thermomonospora*, *Cytophaga* ning anaeroobsed- *Acetovibrio*, *Bacteroides*, *Clostridium*, *Ruminococcus*. Aeroobsetes tingimustes lagundatakse tselluloos seente, aeroobsete ja fakultatiivselt anaeroobsete bakterite poolt ning lagundamise lõppproduktideks on CO₂, vesi ja mikroobne biomass. Anaeroobsetes tingimustes on peamised tselluloosi lagundajad bakterid (perekond Clostridium).

Hemitselluloos (kuni 30% taime kuivkaalust). Polümeer, mis koosneb 6-C ja 5-C suhkrutest ning uroonhapest. Ht. lagundamine on kiirem protsess kui t. lagundamine.

Ligniin (5-35% taime kuivkaalust) sisaldab võrreldes tselluloosiga 50 % rohkem süsinikku, täpset koostist ei ole võimalik defineerida. L. on raskesti lagundatav ja l. lagundamine on aeroobne protsess. Ligniini lagundamisega on seotud ensüüm ligniini peroksüdaas (LiP). L. lagundamine on aeglasem protsess kui t. ja ht. lagundamine. Peamised l. lagundajad on basidiomütseidid, protsessis osalevad ka aktinomütseidid (*Streptomyces spp.*) ja bakterid. Ligniini lagundamise produktideks on fenoolid, aromaatsed happed ja alkoholid. Üks osa neist ühenditest mineraliseeritakse CO₂ ja veeks. teine osa, peamiselt fenoolsete ühendite lagundamise vaheproduktid, oslevad huumusaine tekkes.

Valgud, peptiidid ja aminohapped (2-15 %). Valgud on suure toiteväärtusega (C+N). Looduses v. struktuur laguneb ja mikroobid lagundavad neid ühendeid edukalt. V. lagundatakse rakuvälise ensüümide proteinaaside ja peptidaaside poolt. V. lagundamine toimub nii aeroobselt kui ka anaeroobselt.

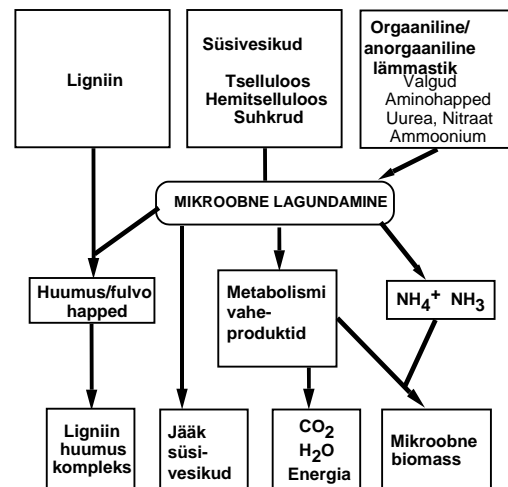
Pektiin. Monomeeriks on galakturoonhape. Puit sisaldab 1-5 % pektiini. P. lagundamine toimub ensüümide pektiini esteraasid ja hüdrolaasid vahendusel aeroobses ja anaeroobses keskkonnas. Lagundavad suuresti samad mikroobid, kes lagundavad ka tselluloosi.

Lagundatava orgaanilise aine koostis omab lagundamisprotsessile olulist mõju. Mikroobid ei lagunda taimejäänuseid kui üht tervikut, vaid taimekudede orgaaniliste ühendite grupe lagundatakse selektiivselt. Üldine reegel: mida raskemini lagundatav on ühend, seda väiksem on vastavat ühendit lagundava ensüümi osakaal mikroobikoosluses. Taimejäänuste lagundamise kiirus sõltub keskkonna tingimustest: temperatuur, pH, niiskus, temperatuur. Substraadi kvaliteet: soodne on ligniini väike osakaal ja osakeste väike suurus ning madal C/N suhe.

Mikroobne suksessioon orgaanilise aine lagundamisel mullas.

1. etapp, kestus mõni päev kuni mõni nädal) Esmalt lagundatakse lihtsamad taimse materjali komponendid (vees lahustuvad suhkrud, aminohapped) mulla mikroobide poolt, keda iseloomustab kiire kasv (lühike generatsiooniaeg-r-strateegid, kopiotroofid), 50% süsinikust assimileeritakse.

2. etapp Seejärel hakatakse kasutama keerukama struktuuriga komponente (tselluloos) ja protsessis osalevate mikroobide arvukus väheneb. Peamisteks lagundajateks on nüüd K-strateegid või oligotroofid). Lagundamise kiirus väheneb. Lagundamisprotsessi käigus tekivad CO₂ ja uued mikroobide rakud. See uus mikroobne biomass on omakorda substraadiks mikroobidele. 50% süsinikust assimileeritakse.



Lagundamise *viimases etapis* lagundatakse järelejäänud substraati, mis sisaldab palju ligniini ja on seetõttu resistentne. 1/3 süsinikust assimileeritakse.

Taimejäänuste mikrobioloogilisel lagundamisel jääb väike osa algsest substraadi süsinikust muudetud kujul mulda ja seda nimetakse **mulla orgaaniliseks aineks** (MOA). MOA mõjutab oluliselt mulla keemilisi (katioonide sidumine, pH puhverdamine, toitainete aeglane vabanemine) ja füüsilisi (struktuur, agregatsioon, niiskusesisaldus) omadusi. MOA lagunemiskiirus aastas on aeroobsetes tingimustes 2-5%. Protsess on tugevalt seotud temperatuuriga. Anaeroobsetes tingimustes on MOA lagundamine väga aeglane ning taimejäänused akumuleeruvad mulda/pinnasesse.