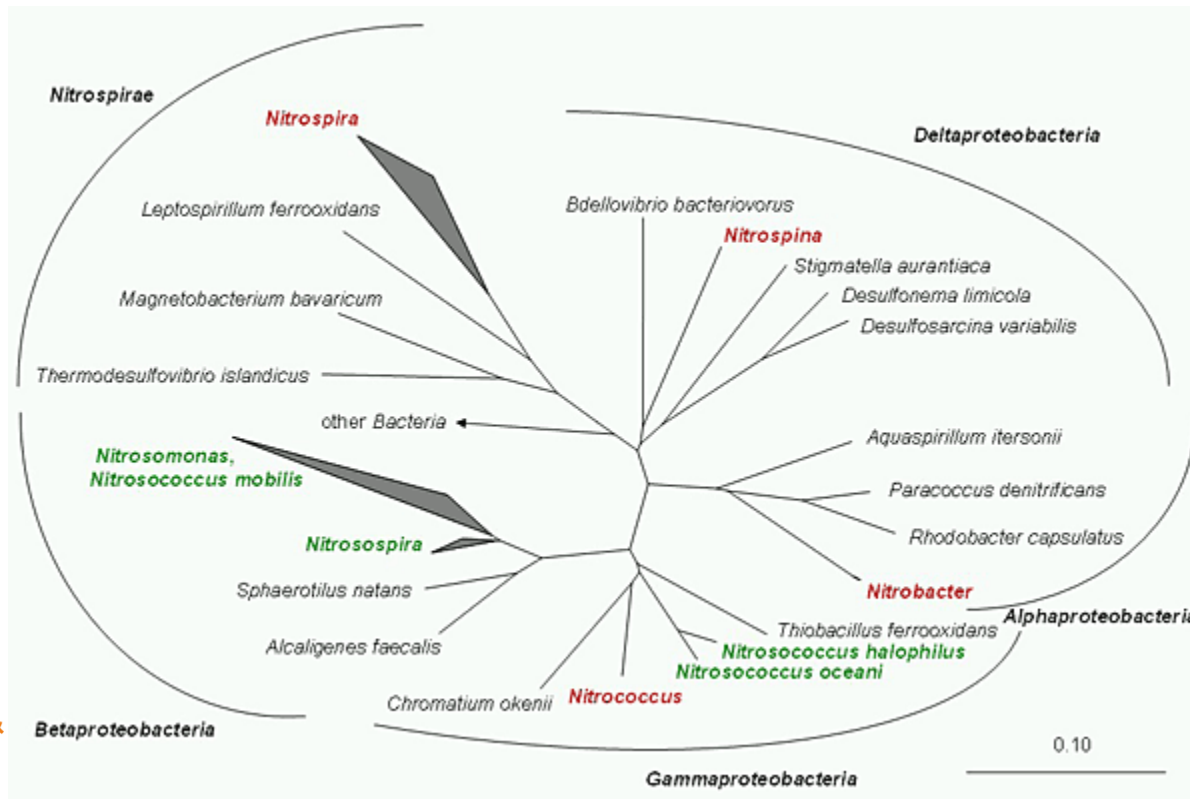


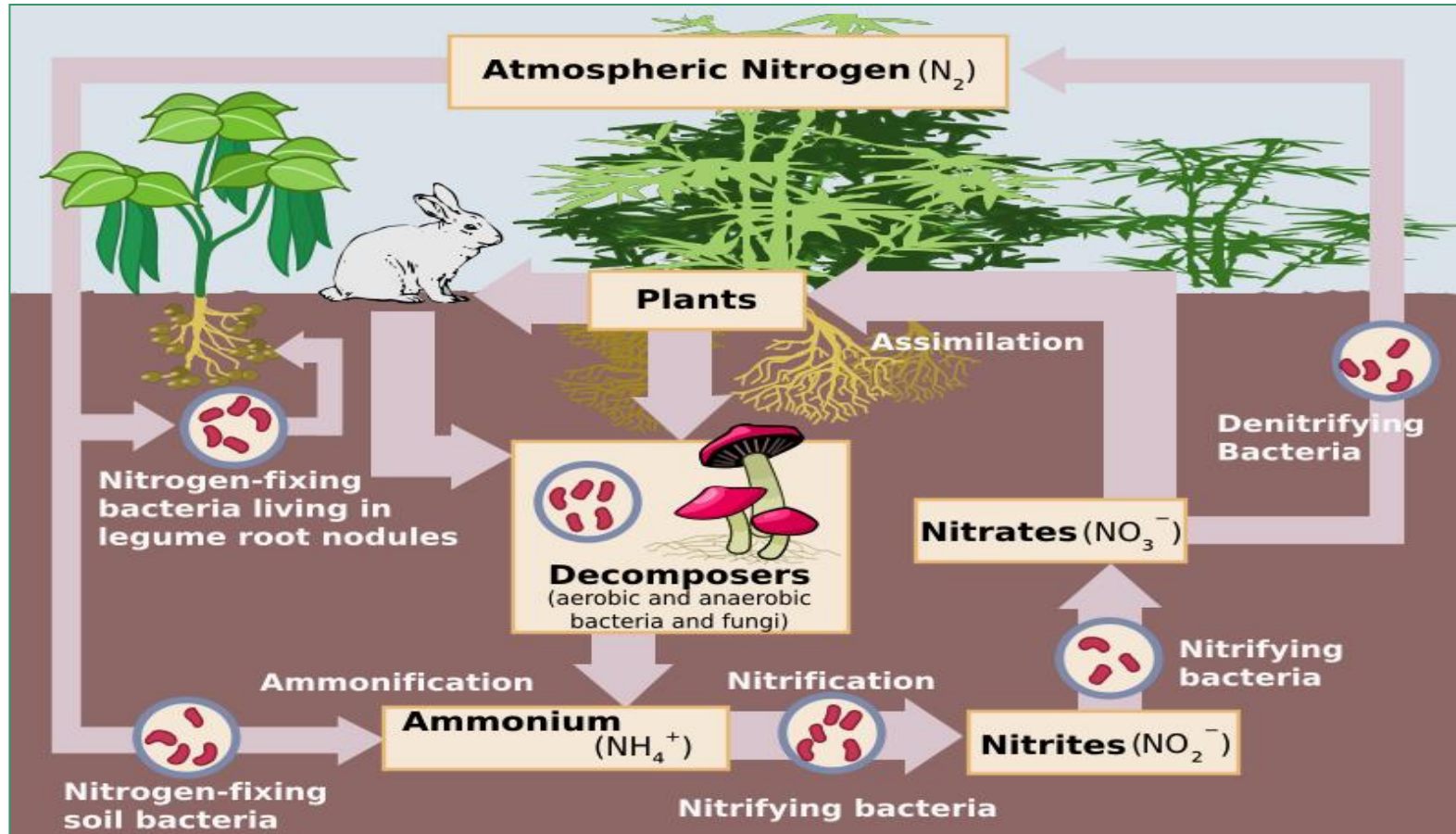
Διάλεξη 2

Γεωχημικοί Κύκλοι και Μικροοργανισμοί



- Κύκλος N
- Κύκλος S
- Κύκλος P
- Κύκλοι Μικροστοιχείων Fe, Mn, Hg

Κύκλος Αζώτου



Κύκλος Αζώτου στο περιβάλλον

Το N είναι ένα από τα βασικότερα στοιχεία για την αύξηση και ανάπτυξη των μικροοργανισμών

Ο κύκλος του αζώτου και οι μετατροπές που υφίσταται στο περιβάλλον σε μεγάλο ποσοστό οφείλονται σε βιοτικές διεργασίες

Οι βασικότερες βιοτικές μετατροπές N στο περιβάλλον

- 1. Αμμωνιοποίηση ή Ανοργανοποίηση**
- 2. Νιτροποίηση**
- 3. Απονιτροποίηση**
- 4. Αζωτοδέσμευση**

Αμμωνιοποίηση ή Ανοργανοποίηση N

Η διαδικασία μετατροπής οργανικών ενώσεων που περιέχουν N όπως πρωτεΐνες, αμινοξέα, ουρία και συστατικά των κυτταρικών τοιχωμάτων βακτηρίων ή μυκήτων σε NH_4^+

- Βιολογική διεργασία που πραγματοποιείται από μικροοργανισμούς του εδάφους με την παραγωγή κατάλληλων υδρολυτικών ενζύμων (πχ. ουρεάσες, αμινοπεπτιδάσες)
- Λαμβάνει χώρα ακόμη και υπό ιδιαίτερα αντίξοες περιβαλλοντικές συνθήκες
- Η τύχη του παραγόμενου NH_4^+ εξαρτάται από τις ανάγκες των μικροοργανισμών του εδάφους

Κύκλος Αζώτου στο περιβάλλον

Οι βασικότερες βιοτικές μετατροπές N στο περιβάλλον

1.

2. **Νιτροποίηση**

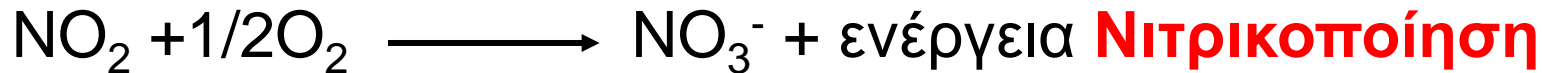
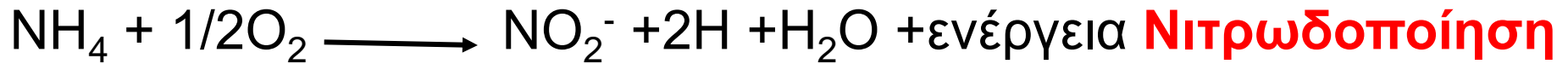
3.

4.

Νιτροποίηση

Η μετατροπή NH_4 προς NO_2 και NO_3

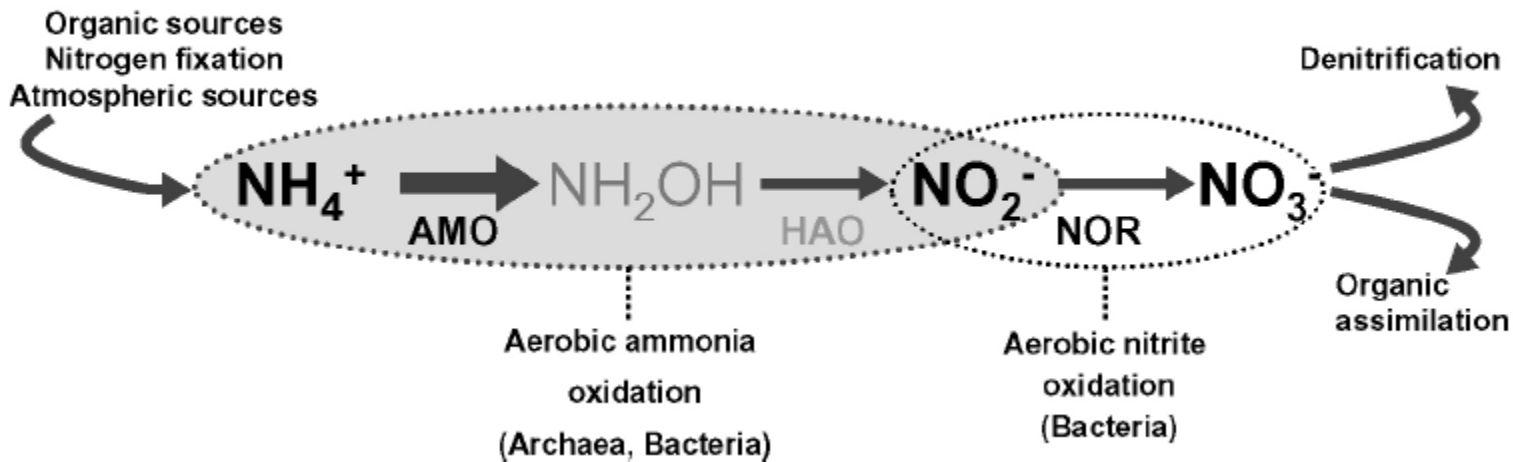
Πραγματοποιείται σε δύο κύρια βήματα:



Νιτρωδοποίηση

Πραγματοποιείται σε δύο βήματα:

- Μετατροπή των αμμωνιακών ιόντων σε υδροξυλαμίνη
- Μετατροπή της υδροξυλαμίνης σε νιτρώδη ιόντα



AMO: Μονοοξυγενάση της Αμμωνίας (βακτήρια και αρχαία)

HAO: Οξειδορεδουκτάση της Υδροξυλαμίνης!!!! (μόνο στα βακτήρια)

Ποιοι μικροοργανισμοί συμμετέχουν στην Νιτρωδοποίηση;

- **Νιτρωδοποιητικά βακτήρια**

- *β-Proteobacteria* (*Nitrosomonas sp*, *Nitrosospira sp*)
- *γ-Proteobacteria* (*Nitrosococcus oceani*, *Nitrosococuss halophilus*)

Σε θαλάσσια οικοσυστήματα έχουν ανιχνευθεί τα γ-proteobacteria

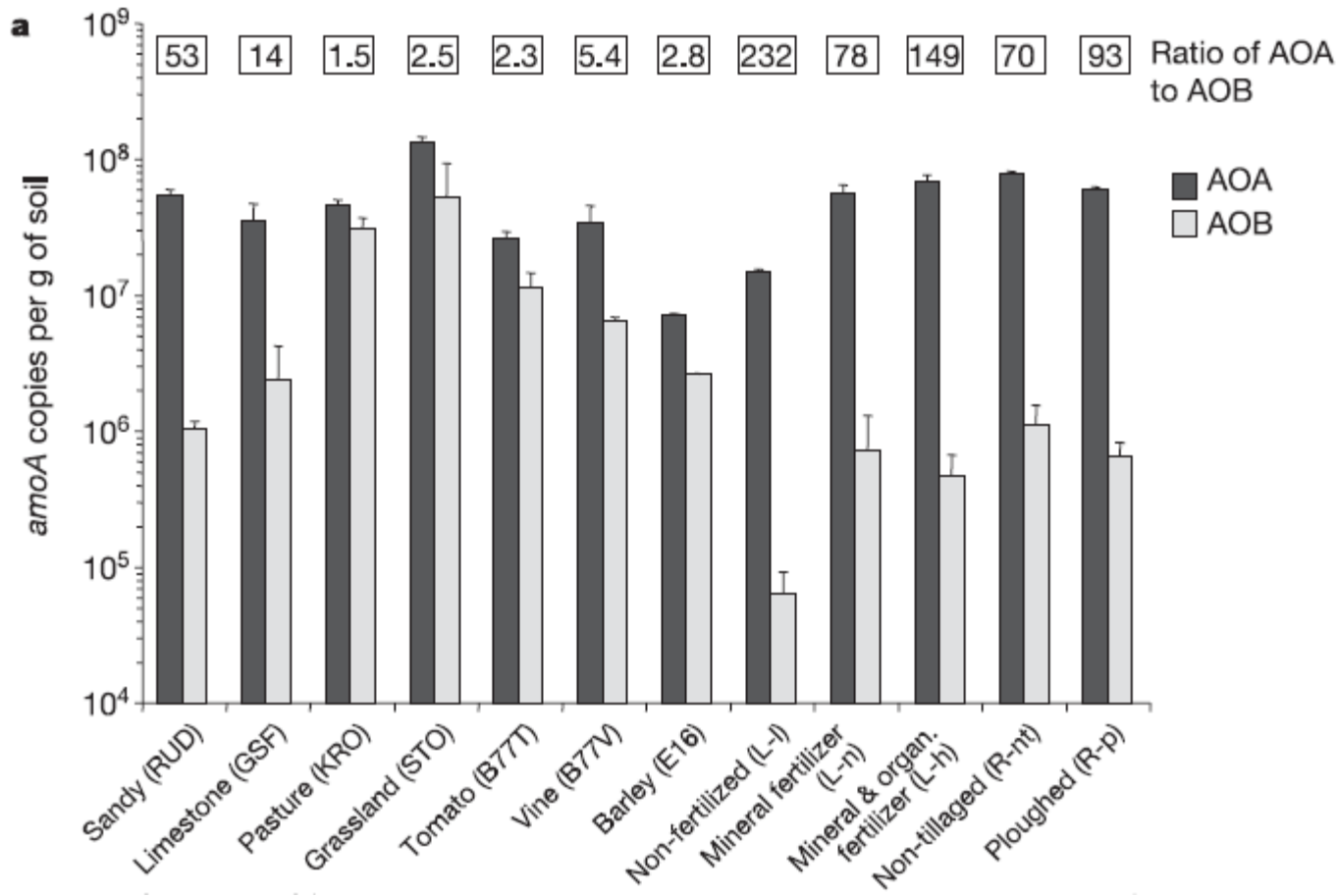
nature

Vol 442|17 August 2006|doi:10.1038/nature04983

- **Νιτρωδοποιητικά αρχαία**

Φύλο: *Thaumarcheota*

Θεωρούνται πλέον σημαντικοί νιτρωδοποιητές σε όλα τα φυσικά οικοσυστήματα (μεσόφιλα) και ακραία περιβάλλοντα



Τα ΑΟΑ πιο πολυπληθέστερα από τα ΑΟΒ στα περισσότερα εδάφη

Ποιοι μικροοργανισμοί συμμετέχουν στην Νιτρικοποίηση;

- Νιτρικοποιητικά βακτήρια

Nitrobacter sp. Nitrospira sp.



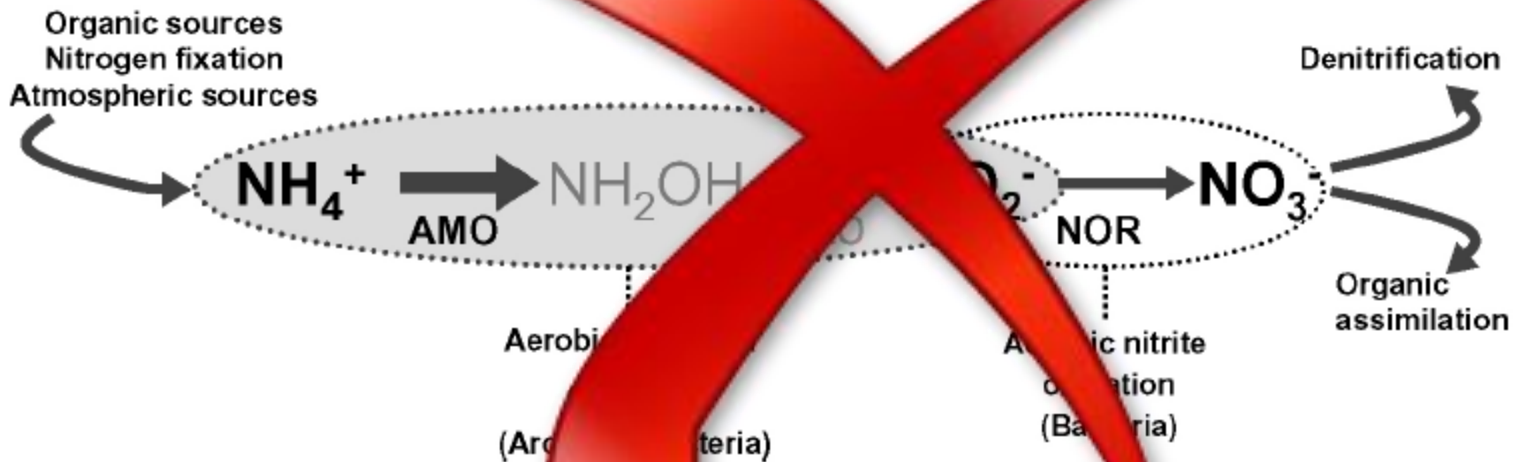
Νιτρώδης οξειδοοδουκτάση (NOR)

Νιτροποίηση

Αρθρωτή διεργασία που πραγματοποιείται σε δύο βήματα

-Νιτρωδοποίηση (Νιτρωδοποιητικά βακτήρια και αρχαία)

-Νιτρικοποίηση (Νιτρικοποιητικά βακτήρια)



ARTICLE

doi:10.1038/nature16461

Complete nitrification by *Nitrospira* bacteria

Holger Daims¹, Elena V. Lebedeva², Petra Pjevac¹, Ping Han¹, Craig Herbold¹, Mads Albertsen³, Nico Jehmlich⁴, Marton Palatinszky¹, Julia Vierheilig¹, Alexandr Bulaev², Rasmus H. Kirkegaard³, Martin von Bergen^{4,5}, Thomas Rattei⁶, Bernd Bendinger⁷, Per H. Nielsen³ & Michael Wagner¹



LETTER

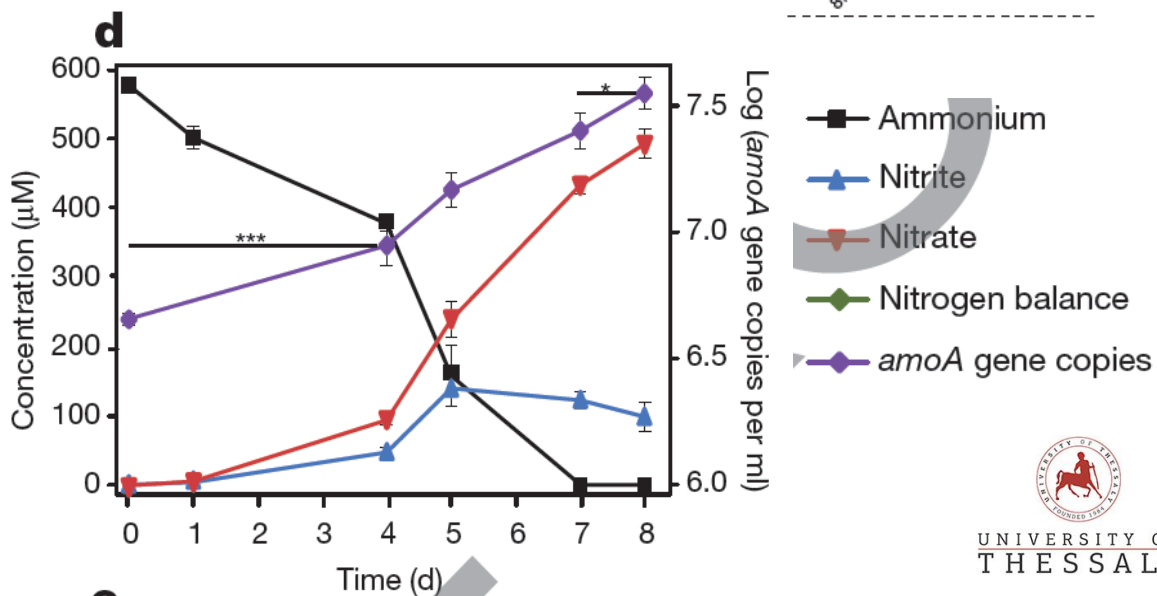
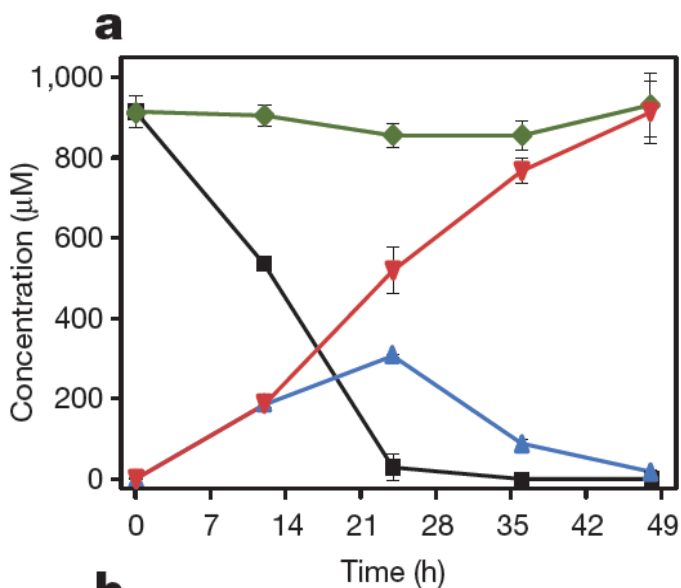
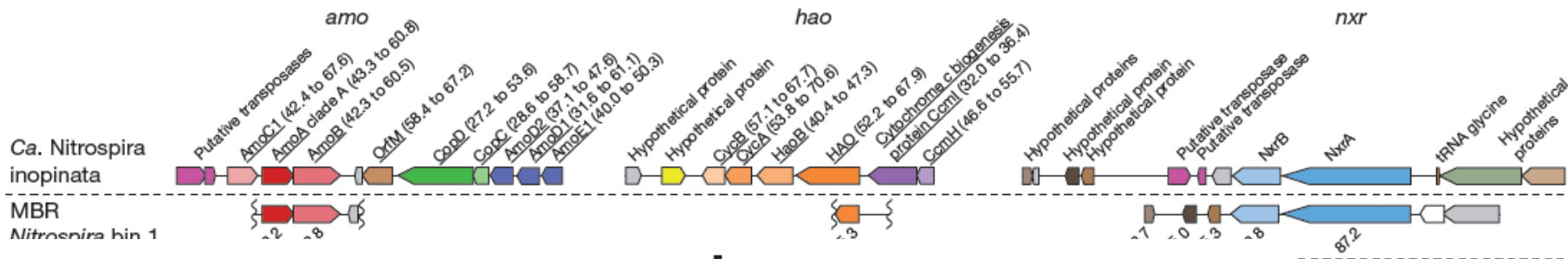
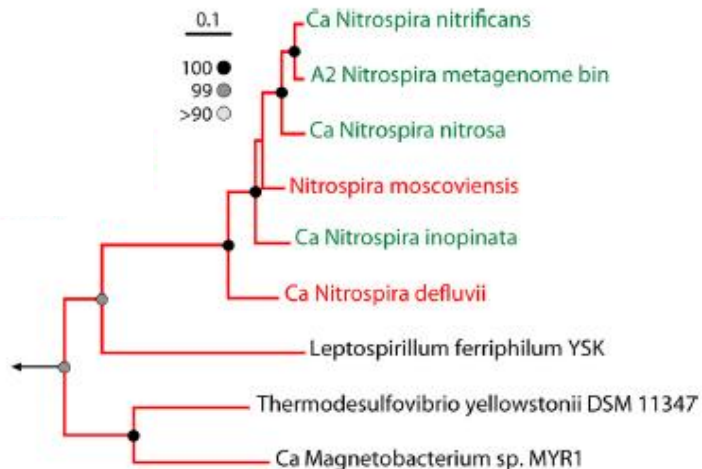
doi:10.1038/nature16459

Complete nitrification by a single microorganism

Maartje A. H. J. van Kessel¹, Daan R. Speth¹, Mads Albertsen², Per H. Nielsen², Huub J. M. Op den Camp¹, Boran Kartal^{1,3}, Mike S. M. Jetten^{1,4} & Sebastian Lücker¹

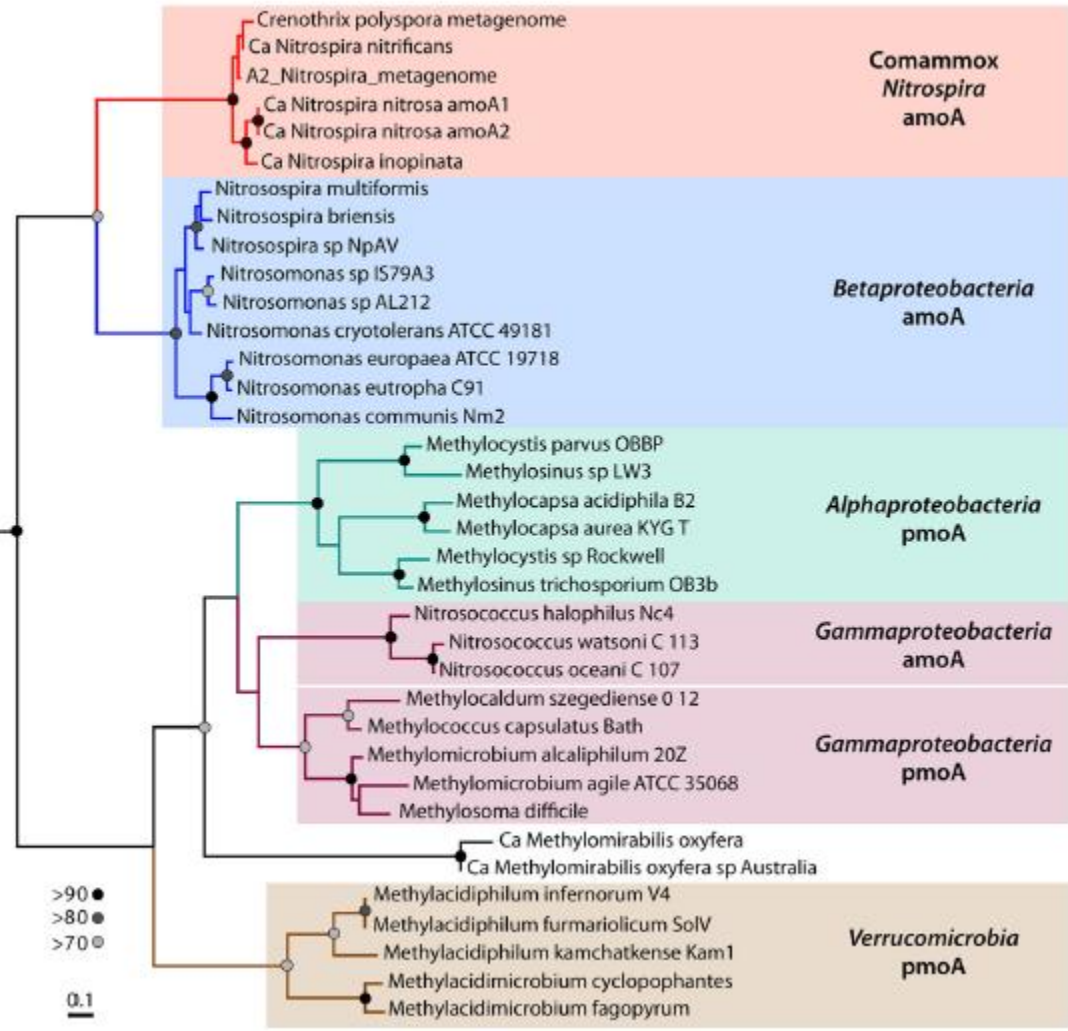
Η νιτροποίηση δεν είναι αποκλειστικά αρθρωτή διεργασία και μπορεί να πραγματοποιηθεί από ένα μόνο βακτήριο
(Comammox: Complete ammonia oxidation bacteria)

Βακτήρια του γένους *Nitrospira* sp. που τα γνωρίζαμε ως **ΝΙΤΡΙΚΟΠΟΙΗΤΙΚΑ** βακτήρια



amoA-based phylogeny

Source	Geographical location	Number of hits
Metagenome projects		
River sediment	Tongue river, Montana, USA	1327
Soil	Houston, Texas, USA	367
Prairie soil	Auburn, Illinois, USA	119
Soil	Ha Noi, Vietnam	94
Garden soil	Xiamen, Fujian, China	80
Air	Beijing, China	68
Agricultural soil	Amazonia, Brazil	63
Marine sediment	Gulf of Mexico, USA	45
Marine sediment	Plum Island, Massachusetts, USA	33
Activated sludge	Stanley wwtp, Hong Kong	26
Soil	Danum, Malaysia	24
Agricultural soil	Richmond, Indiana, USA	23
wwtp sludge	Malaysia	23
Activated sludge	Switzerland	20
Soil	Cologne, Germany	20
Alkaline travertine water	Voltri Massif, Liguria, Italy	19
Soil	Iowa, USA	16
Sports facility soil	Norman, Oklahoma, USA	15
River water	Minnesota, USA	14
Ochard soil	Haifa, Israel	13
Freshwater sediment	Rifle, Colorado, USA	8
Rizosphere	Golm, Germany	8
Coral reef	Xisha island, China	8
Soil	Basque Country, Spain	6
Mine soil	Coto Txomin, Spain	6
River biofilm	West Virginia, USA	6
Marine sediment	Santa Barbara, California, USA	5
Cave microbial mat	Weebubbe cave, Eucla, Australia	4
Groundwater	Tulum, Quintana Roo, Mexico	4
Grassland soil	Bethel, Minnesota, USA	4
Soil	Amazonia, Brazil	3
Freshwater microbial mat	Hot creek, Colorado, USA	3
River sediment	Athabasca, Alberta, Canada	2



Είναι επιθυμητή η Νιτροποίηση?

Για την Γεωργία: ΝΑΙ

Μετατρέπει το NH_4 ή την NH_3 σε NO_3 που είναι μια πιο εύκολα αφομοιώσιμη μορφή N για τα φυτά



Διατήρηση της γονιμότητας του εδάφους σε υψηλά επίπεδα

Είναι επιθυμητή η Νιτροποίηση?

Για το ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ: ΟΧΙ

1. Οδηγεί στην παραγωγή NO_3^- που λόγω του αρνητικού φορτίου τους δεν προσροφούνται στα εδαφικά κολλοειδή και εκπλένονται στα υπόγεια υδροφόρα συστήματα που στην Ελλάδα αλλά και σε άλλες Ευρωπαϊκές χώρες χρησιμοποιούνται κυρίως ως πόσιμο νερό

(Νιτρορύπανση)

2. Τα NO_3^- μπορούν μέσω της απονιτροποίησης να μετατραπούν σε N_2O ή NO που αποτελούν ατμοσφαιρικούς ρύπους

Κύκλος Αζώτου στο περιβάλλον

Οι βασικότερες βιοτικές μετατροπές N στο περιβάλλον

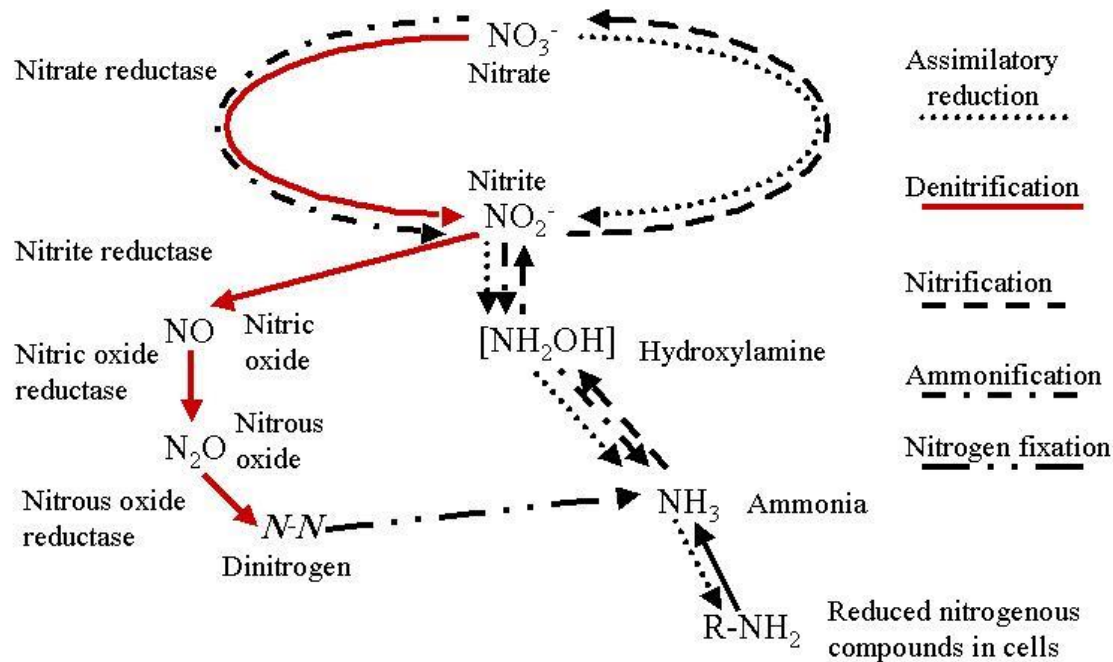
1.

2.

3. *Απονιτροποίηση*

4.

Απονιτροποίηση



Τι είναι η απονιτροποίηση

Η διεργασία κατά την οποία τα NO_3^- ανάγονται υπό αναερόβιες συνθήκες προς NO , N_2O , N_2 (αέρια)



Ένζυμα/Γονίδια που συμμετέχουν στην απονιτροποίηση

- 1. Νιτρική αναγωγή (NAP) (narA / narG)**
- 2. Νιτρώδη αναγωγή (NIR) (nirK / nirS)**
- 3. Αναγωγή του μονοξειδίου του αζώτου (qNOR) (norB / norZ)**
- 4. Αναγωγή του υποξειδίου του αζώτου (NOS) (nosZ)**

Ποιοι μικροοργανισμοί συμμετέχουν στην Απονιτροποίηση

- Ετερότροφα βακτήρια που παράγουν ATP κατά την μεταφορά e^- μέσω της κυτοχρωμικής αλυσίδας από ένα δότη e^- σε NO_3^-
- Βακτήρια από διάφορα γένη όπως *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Agrobacterium*, *Thiobacillus*, *Rhizobium*, *Azospirillum*, *Halobacterium*, *Paracoccus*
- Πραγματοποιείται απουσία O_2 διότι σε αερόβιες συνθήκες οι απονιτροποιητικοί μικροοργανισμοί προτιμούν το O_2 αντί του NO_3^- και συνεπώς δεν πραγματοποιείται απονιτροποίηση

Περιβαλλοντικές Επιπτώσεις Απονιτροποίησης

- 1. Θεωρήθηκε από γεωργικής πλευράς ανεπιθύμητη** διότι προκαλεί σημαντικές απώλειες των αζωτούχων λιπασμάτων που εφαρμόζονται για βελτίωση της παραγωγής
- 2. Θεωρείται από περιβαλλοντικής άποψης θετική διεργασία** διότι προλαμβάνει την έκπλυση υψηλών ποσοτήτων NO_3^- στα υπόγεια υδροφόρα συστήματα

Κύκλος Αζώτου στο περιβάλλον

Οι βασικότερες βιοτικές μετατροπές N στο περιβάλλον

1.

2.

3.

4. **Αζωτοδέσμευση**

Αζωτοδέσμευση

Η διεργασία κατά την οποία ορισμένοι μικροοργανισμοί μπορούν να δεσμεύουν ατμοσφαιρικό N_2 το οποίο μετατρέπουν σε NH_3

Οι μικροοργανισμοί που αζωτοδεσμεύουν είναι:

- **Ελεύθερα ζώντα βακτήρια (free-living)** που ανήκουν σε διάφορα γένη όπως *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Azomonas*, *Azococcus* αλλά και *Pseudomonas*, *Stenotrophomonas*, *Ochrobactrum*
- **Συμβιωτικά βακτήρια** των γενών *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* και

ακτινοβακτήρια του γένους *Frankia*

Συμβιωτική Δέσμευση Αζώτου

Η σημαντικότερη διεργασία φυσικού εμπλουτισμού των εδαφών με N ενώ ταυτόχρονα παρουσιάζουν οικολογικό αλλά και οικονομικό ενδιαφέρον

Το αρχαιότερο παράδειγμα εφαρμογής της συμβιωτικής δέσμευσης αζώτου είναι η συμβίωση του **κυανοβακτηρίου** ***Anabaena azolla*** με την υδροχαρή φτέρη ***Azolla*** που χρησιμοποιείται στην Κίνα για τον εμπλουτισμό εδαφών ορυζώνων με N.

Συμβιωτική Δέσμευση Αζώτου

Ιδιαίτερο γεωργικό ενδιαφέρον παρουσιάζουν τα συμβιωτικά συστήματα:

- Αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων *Rhizobium* με τα ψυχανθή (*Leguminosae*)
- Αζωτοδεσμευτικών ακτινοβακτηρίων *Frankia* με ανθόφυτα διαφόρων γενών όπως *Alnus*, *Coriaria*, *Datisca*, *Eleagnus*, *Myrica* που όλα έχουν ξυλώδεις ρίζες

Συμβιωτική Δέσμευση Αζώτου

Στα συμβιωτικά συστήματα οι αζωτοδεσμευτικοί μικροοργανισμοί παρέχουν στο φυτό περίσσεια N υπό την μορφή NH_3 που την ενσωματώνουν σε οργανικές ενώσεις ενώ τα φυτά παρέχουν στους μικροοργανισμούς ανθρακούχες ενώσεις για την επιβίωση τους.

Κύκλος του Θείου

Μικροβιακές Μεταβολές S στο Περιβάλλον

- Ανοργανοποίηση οργανικών μορφών S
- Οξειδαναγωγή ανοργάνων μορφών S

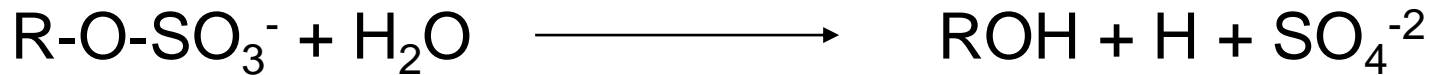
Ποιες είναι οι Οργανικές μορφές θείου

- Ενώσεις που περιέχουν δεσμούς C-S όπως **αμινοξέα** (μεθειονίνη), και άλλα βιομόρια όπως βιοτίνη, θειαμίνη, **CoA**, φερεδοξίνες και λιποϊκά οξέα
- Ενώσεις που περιέχουν δεσμούς S-O ή S-N και αποτελούν την πιο διαθέσιμη και ενεργή μορφή οργανικού S στο έδαφος. Αποτελεί συνήθως το 30-75% του συνολικού οργανικού S στο έδαφος

Ανοργανοποίηση θείου

Η διάσπαση των οργανικών μορίων που περιέχουν S πραγματοποιείται από μικροοργανισμούς υπό αερόβιες και αναερόβιες συνθήκες με την δράση **σουλφατάσων**

Οι **σουλφατάσες** παράγονται από βακτήρια και μύκητες και διασπούν **θειοεστερικούς δεσμούς O-S** με παραγωγή SO_4^{-2}



Τα αμινοξέα σερίνη, κυστεΐνη και μεθειονίνη διασπώνται με μικροβιακές διεργασίες και ανάλογα με τις συνθήκες αερισμού που επικρατούν αποδίδουν SO_4^{-2} (αερόβιες συνθήκες) ή H_2S (αναερόβιες συνθήκες)

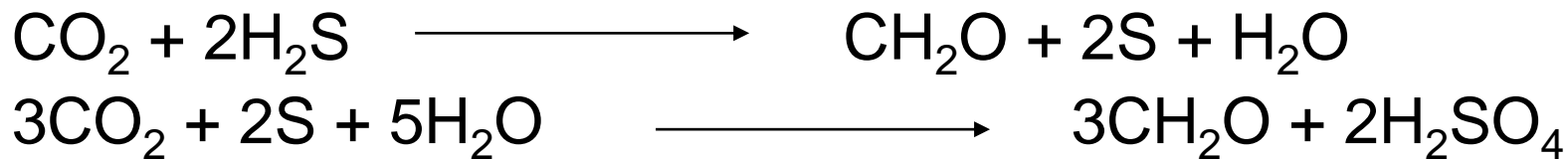
Ποιες είναι Ανόργανες μορφές θείου

- Αέρια όπως H_2S , CS_2 που παράγονται ύστερα από μικροβιακές διεργασίες και ελευθερώνονται στην ατμόσφαιρα
- Ενώσεις του SO_4^{-2} όπως CaSO_4

Οξειδωση ανόργανου S

Πραγματοποιείται από διαφορετικούς μικροοργανισμούς σε έδαφος, νερό και ίζημα

Φωτότροφα βακτήρια που είναι από τα λίγα βακτήρια που χρησιμοποιούν το H_2S ως πηγή ηλεκτρονίων



Τέτοιοι μικροοργανισμοί είναι τα **μωβ και πράσινα θειοβακτήρια** που συνήθως βρίσκονται σε λάσπες και βρώμικα νερά που περιέχουν H_2S και είναι εκτεθειμένα στο φως ή σε ακραίες συνθήκες αλατότητας, θερμοκρασίας όπως σε θειούχα **χημικά λουτρά** καθώς και σε λίμνες με υψηλή αλατότητα

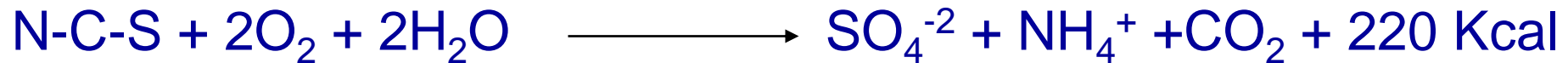
Οξείδωση ανόργανου S

Χημειοαυτότροφα βακτήρια της οικογένειας Thiobacillaceae και αποκομίζουν ενέργεια από την οξείδωση του S:

Thiobacillus thioparus, *Thiobacillus denitrificans*, *Thiobacillus thiooxidans*, *Thiobacillus ferrooxidans*, *Thiobacillus intermedius*

Το *T. ferrooxidans* έχει την δυνατότητα να οξειδώνει και Fe^{+2}

Το *T. thiooxidans* βρίσκεται μόνο σε όξινα εδάφη με pH 2-5



Αναγωγή Ανόργανου S

Πραγματοποιείται από αναερόβια βακτήρια που χρησιμοποιούν χαμηλού μοριακού βάρους οργανικά οξέα, αλκοόλες και συχνά H_2 ως δότες e^- και το SO_4^{-2} ως τελικό αποδέκτη

Τέτοια βακτήρια έχουν απομονωθεί από αναερόβια εδάφη και ιζήματα, αλατούχες λίμνες, ιζήματα θάλασσας και γεωτρήσεις πετρελαίου και ανήκουν στα γένη *Desulfovibrio*, *Desulfomonas*, *Desulfococcus*, *Desulfobacter*, *Desulfuromonas*

Κύκλος Φώσφορου

Μικροοργανισμοί στο κύκλο Φώσφορου

Οι μικροοργανισμοί συμμετέχουν στον κύκλο του P καθώς:

- Ανοργανοποιούν και ελευθερώνουν οργανικό P
- Διαλυτοποιούν ανόργανο P

Κάποιες αλήθειες για την συμμετοχή των μικροβίων στο κύκλο του P

- Οι μικροοργανισμοί του εδάφους χρησιμοποιούν 10 φορές περισσότερη ποσότητα P ανά έτος από ότι τα φυτά
- Ο περισσότερος P στο έδαφος βρίσκεται σε μη διαθέσιμη, αδιάλυτη μορφή. Έτσι ακόμη και ποσότητες φωσφορικών λιπασμάτων που προστίθενται κατά μεγάλο ποσοστό δεσμεύεται στο έδαφος και δεν είναι διαθέσιμο για τα φυτά και τους μικροοργανισμούς ενώ μόνο ένα μικρό ποσοστό παραμένει διαθέσιμο.

Οργανικές μορφές φωσφόρου

Ο συνολικός P που βρίσκεται στο έδαφος σε οργανική μορφή αποτελεί το 30-50% της συνολικής ποσότητας P στο έδαφος

Ο οργανικός P βρίσκεται στο έδαφος στις παρακάτω μορφές:

- Φωσφορική ινοσιτόλη ως βασικό συστατικό της φυτίνης (40%)
- Πολυμερή σακχάρων και φωσφογλυκεριδίων
- Νουκλεϊκά οξέα που περιέχουν P (1%)
- Φωσφολιπίδια (<1%)

Πως τα μικρόβια διαλυτοποιούν το οργανικό φώσφορο

- Με ένζυμα που παράγουν και ονομάζονται φωσφατάσες
- Διαχωρίζονται σε όξινες ή αλκαλικές φωσφατάσες ανάλογα με το pH που παρουσιάζουν βέλτιστη δραστητικότητα
- Διασπούν φωσφοεστερικούς δεσμού P-O και ελευθερώνουν φώσφορο σε μορφή αφομοιώσιμη για τους μικροοργανισμούς

Διαλυτοποίηση Ανόργανου Ρ

- Βακτήρια των γενών *Pseudomonas*, *Bacillus* που μπορούν να διαλυτοποιούν ανόργανο Ρ που είναι δεσμευμένος σε ορυκτά έχουν απομονωθεί
- Μελέτες με το βακτήριο *Bacillus megaterium* var. *phosphinaticum* επί σειρά ετών στην Ρωσία δεν έδωσαν ακριβής αποδείξεις για την δραστικότητα των συγκεκριμένων μικροοργανισμών
- Προσθήκη του μύκητα *Penicillium bilaji* σε σπόρους σιταριού μαζί με φωσφορικά πετρώματα έδειξαν αύξηση της απορρόφησης Ρ από τα φυτά και αυξημένη ανάπτυξη των φυτών

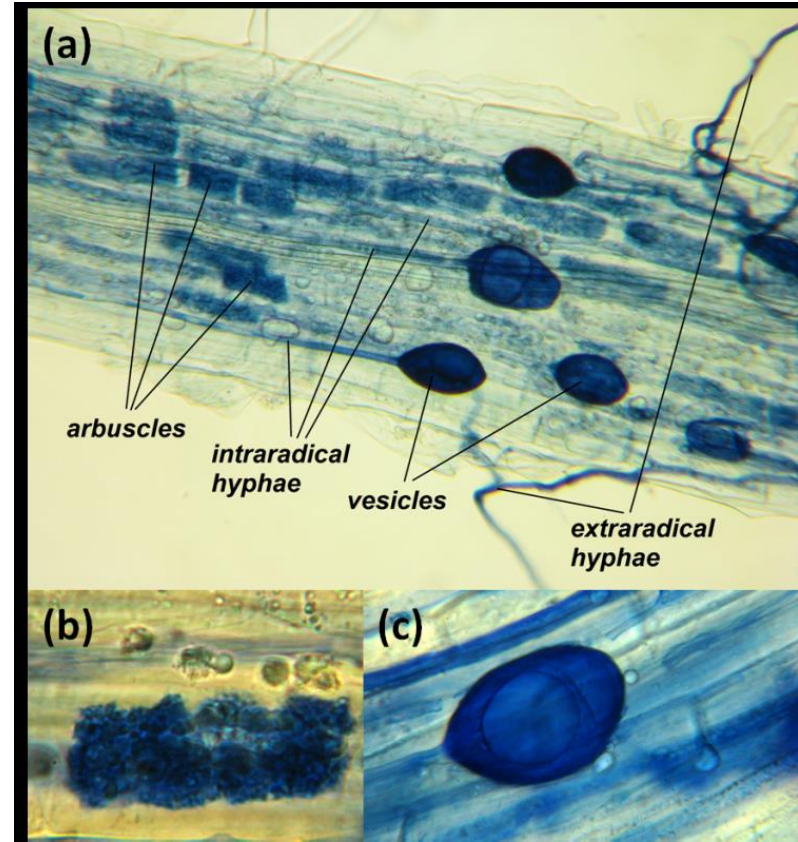
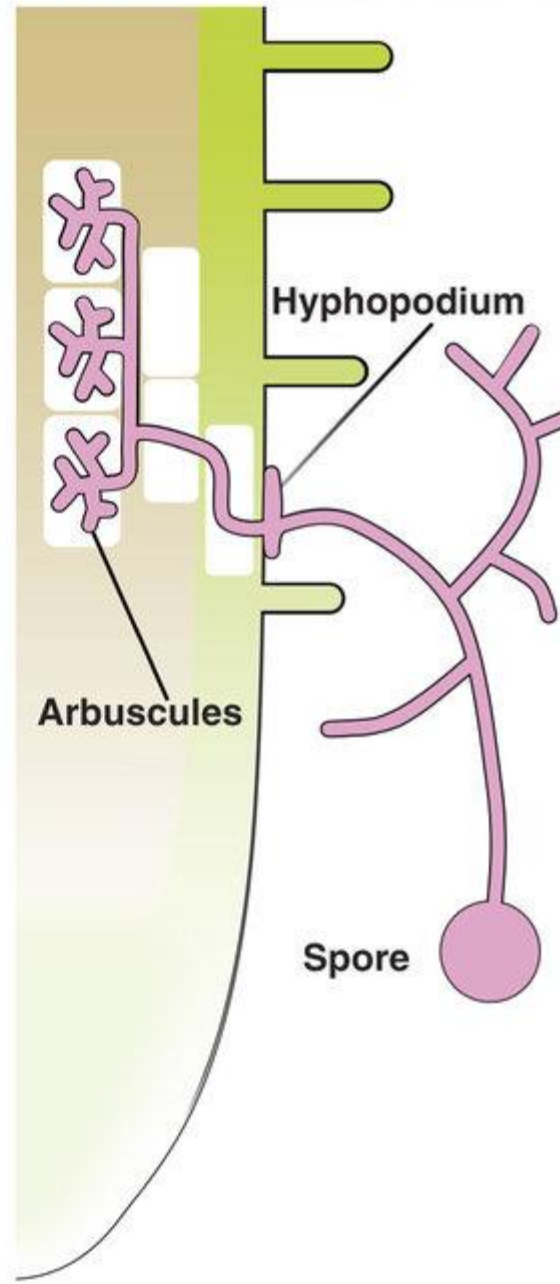
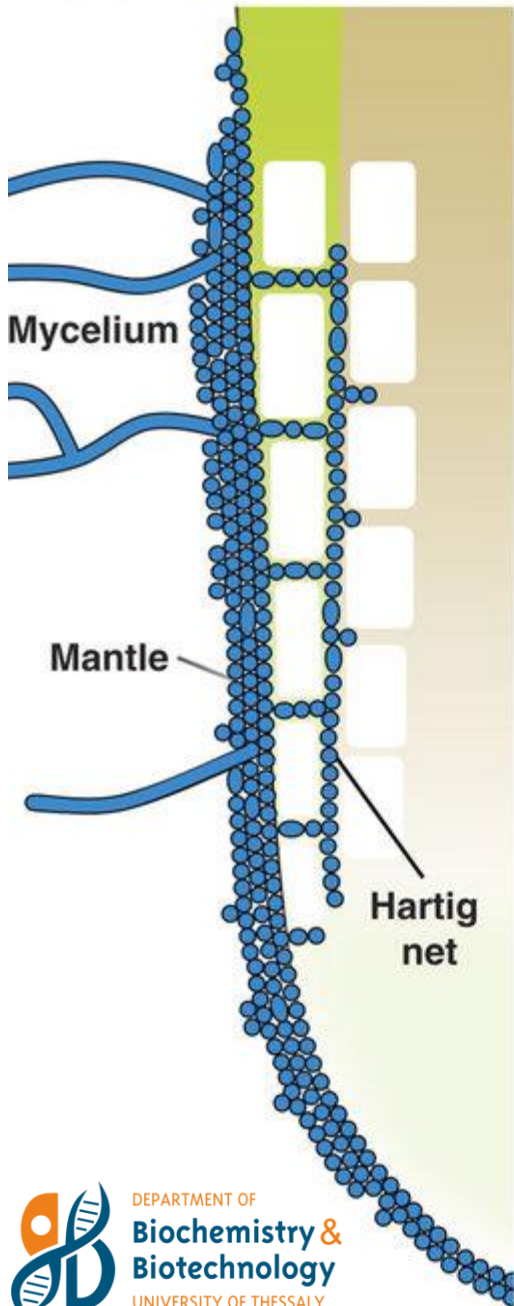
Μυκόρριζες

Περισσότερα από το 95% των φυτών παρουσιάζουν μυκορριζική συμβίωση

Γενικά φυτά που σχηματίζουν στο ριζικό τους σύστημα συμβιωτική σχέση με μυκορριζικούς μύκητες έχουν την ικανότητα να ελέγχουν την έκφραση παθογένεσης από πλευράς του μύκητα καθώς ορισμένα γένη από τους μύκητες αυτούς είναι και φυτοπαθογόνοι για άλλα φυτά

Ectomycorrhiza

Arbuscular mycorrhiza



Ρόλος των Μυκορριζών στις μετατροπές του P στο έδαφος

1. Βοηθούν στην διαλυτοποίηση του ανόργανου P
2. Οι μυκηλιακές υφές των μυκορριζών επεκτείνονται σε περιοχές της ριζόσφαιρας που δεν μπορεί να εκμεταλλευτεί το ριζικό σύστημα του φυτού και συνεπώς αυξάνει την επιφάνεια επαφής μεταξύ υφών και διαλυτού P
3. Οι μυκόρριζες μπορούν αποδεδειγμένα να προσλαμβάνουν P από το εδαφικό διάλυμα σε ιδιαίτερα χαμηλές συγκεντρώσεις, σημαντικά χαμηλότερες από αυτές που μπορούν τα φυτά
4. Εκκρίνουν φωσφατάσες που οδηγούν στην ανοργανοποίηση μη διαθέσιμου οργανικού φωσφόρου



Μικροβιακές μετατροπές λοιπών στοιχείων

- Σίδηρος Fe
- Υδράργυρος Hg

Υφίστανται δύο ειδών βιοτικές διεργασίες στο περιβάλλον:

1. Οξείδωση ή Αναγωγή ανόργανων μορφών
2. Μετατροπή ανόργανων προς οργανικές μορφές και αντίστροφα

Βιοτικές Μετατροπές Σιδήρου

Ο σίδηρος στο περιβάλλον βρίσκεται ως Fe^{+2} ή Fe^{+3}

Στην μορφή Fe^{+2} οξειδώνεται από μικροοργανισμούς

Στην μορφή Fe^{+3} ανάγεται μικροβιακά

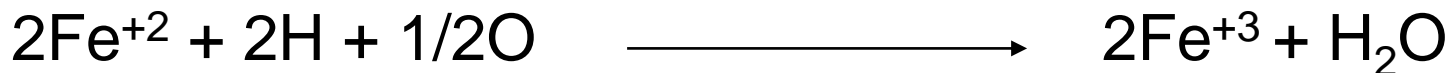
Μικροοργανισμοί συμμετέχουν σε δύο διαφορετικές διεργασίες μετατροπής του Fe στο περιβάλλον:

1. Βακτήρια *Thiobacillus*, *Leptospirillum*, *Sulfolobus* **οξειδώνουν Fe^{+2}**
2. Βακτήρια *Desulfonivibrio* που **ανάγουν Fe^{+3}**

Βακτήρια που οξειδώνουν Fe^{+2}

Βακτήρια *Thiobacillus ferrooxidans* βρέθηκαν να οξειδώνουν αδιάλυτα ανόργανα σουλφίδια Fe με αποτέλεσμα την διαλυτοποίηση του σιδήρου.

Τα τελευταία χρόνια έρευνες οδήγησαν στην απομόνωση και άλλων βακτηρίων των γενών *Leptospirillum*, *Sulfolobus*, *Acidianus*, *Gallionella* που συμμετέχουν στην οξείδωση του Fe^{+2} σύμφωνα με την αντίδραση



Βακτήρια που ανάγουν Fe^{+3}

Βακτήρια που ανάγουν Fe^{+3} είτε χρησιμοποιώντας το ως δέκτη e^- στην αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων είτε σε άλλες αναγωγικές αντιδράσεις

Υδράργυρος (Hg)

Ο Hg διαθέτει δύο πολύ ενδιαφέροντα χαρακτηριστικά:

1. Το μόνο μέταλλο που είναι υγρό σε θερμοκρασία περιβάλλοντος
2. Ιδιαίτερα τοξικό στον άνθρωπο

Ο Hg στην στοιχειακή μορφή είναι πτητικός και βρίσκεται σε σημαντικές ποσότητες στην ατμόσφαιρα και λόγω μικροβιακών μετατροπών

Το σημαντικότερο πρόβλημα όμως για τον άνθρωπο είναι ο **αλκυλιωμένος υδράργυρος** (RC-Hg) που εισέρχεται εύκολα σε κλειστές τροφικές αλυσίδες και μπορεί να βιοσυσσωρευτεί στα υψηλότερα επίπεδα της τροφικής αλυσίδας και δη στον άνθρωπο

Μικροβιακή μετατροπή Hg

Σημαντικός αριθμός μικροοργανισμών ανάγει Hg^{+2} που είναι ιδιαίτερα διαθέσιμη και τοξική μορφή προς Hg^0 που είναι πτητικό

Η αντίδραση αυτή δεν πραγματοποιείται από τους μικροοργανισμούς όπως με τα άλλα μεταλλικά ιόντα με στόχο την συσσώρευση ενέργειας αλλά ως σύστημα προστασίας των μικροοργανισμών από τοξικότητα Hg