

# Diversità funzionale nei batteri

PROF.STEFANO DUMONTET – DOTT.SSA ROSA ANNA NASTRO

# Avvertenza

I MATERIALI PRESENTI IN QUESTE DIAPOSITIVE SONO FRUTTO SIA DI LAVORO PERSONALE CHE DI RICERCHE EFFETTUATE SUL WEB, SU LIBRI E SU ARTICOLI SCIENTIFICI E DIVULGATIVI.

---

OVE POSSIBILE, SONO STATE RIPORTATE LE FONTI DA CUI SI È DESUNTO IL MATERIALE.

# Diversità funzionale dei batteri

## Esigenze in temperatura

I batteri possono essere classificati nei seguenti tipi principali in base alla loro risposta alla temperatura

**Psicrofili:** batteri che possono crescere a 0°C o meno, con temperatura ottimale di crescita di 15°C e temperatura massima di 20°C. Gli psicrofili hanno acidi grassi polinsaturi nella loro membrana cellulare che assicurano la natura fluida anche a basse temperature. Esempi: *Vibrio psychroerythrus*, *Vibrio marinus*, *Polaromonas vacuolata*, *Psychroflexus*.

**Psicrofili facoltativi:** batteri che possono crescere anche a 0 ° C ma la cui temperatura ottimale per la crescita è 20-30°C. Esempio: *Yersinia enterocolitica*, *Aeromonas hydrophila*

**Mesofili:** batteri che possono crescere tra 25 e 40°C, con temperatura ottimale di 37°C. La maggior parte degli agenti patogeni umani sono di natura mesofila. Esempi: *E. coli*, *Salmonella*, *Klebsiella*, *Staphylococcus*.

**Termofili:** batteri che possono crescere al di sopra di 45°C. I termofili in grado di crescere nella gamma di temperature mesofile sono chiamati termofili facoltativi. I veri termofili sono chiamati **Stenotermofili** o termofili obbligati. I termofili contengono acidi grassi saturi nella loro membrana cellulare in modo da evitare che questa diventi troppo fluida anche a temperature più elevate. Esempi: *Streptococcus thermophilus*, *Bacillus stearothermophilus*, *Thermus aquaticus*.

**Ipertermofili:** batteri che hanno una temperatura ottimale di crescita superiore a 80 ° C. Per lo più gli archeobatteri sono ipertermofili. La membrana cellulare mostrata degli Archeobacteria è più resistente al calore della membrana dei batteri. Esempi: *Thermodesulfobacterium*, *Aquifex*, *Pyrolobus fumari*, *Thermotoga*.

# Diversità funzionale dei batteri

## Esigenze in ossigeno

**Aerobi obbligati:** richiedono ossigeno per vivere. Esempio: *Pseudomonas*

**Anaerobi facoltativi:** possono usare l'ossigeno, ma possono crescere anche in sua assenza.  
Esempi: *E. coli*, *Staphylococcus*, lieviti e molti batteri intestinali.

**Anaerobi obbligati:** non possono usare l'ossigeno e sono danneggiati dalla sua presenza.  
Esempi: *Clostridium*

**Anaerobi aerotolleranti:** non possono usare l'ossigeno, ma tollerano la sua presenza.  
Esempio: *Lactobacillus*

**Microaerofili:** richiedono ossigeno, ma a basse concentrazioni. Esempio: *Campylobacter*

# Diversità funzionale dei batteri

## Esigenze in pH

**Acidofili:** batteri che hanno un optimum di crescita a pH acido. Alcuni acidofili sono termofili e vengono chiamati termoacidofili. Esempi: *Thiobacillus thiooxidans*, *Thiobacillus ferrooxidans*, *Thermoplasma*, *Sulfolobus*

**Alcalofili:** batteri che hanno un optimum di crescita a pH alcalino. Il pH ottimale di crescita di *Vibrio cholerae* è 8,2.

**Neutrofilo:** batteri con optimum di crescita a pH neutro (6,5-7,5). La maggior parte dei batteri è neutrofilo. Esempio: *E. coli*

Diversità funzionale dei batteri  
Esigenze in concentrazione salina  
(valore  $a_w$  nell'ambiente)

**Alofili:** batteri che richiedono concentrazioni saline da moderate a grandi e, quindi, tollerando medio/bassi valori di  $a_w$ ) La membrana cellulare dei batteri alofili è costituita da glicoproteine con un alto contenuto di acido glutammico a carica negativa e acidi aspartici. Quindi è necessaria un'elevata concentrazione di ioni  $\text{Na}^+$  per schermare le cariche negative i membrana.

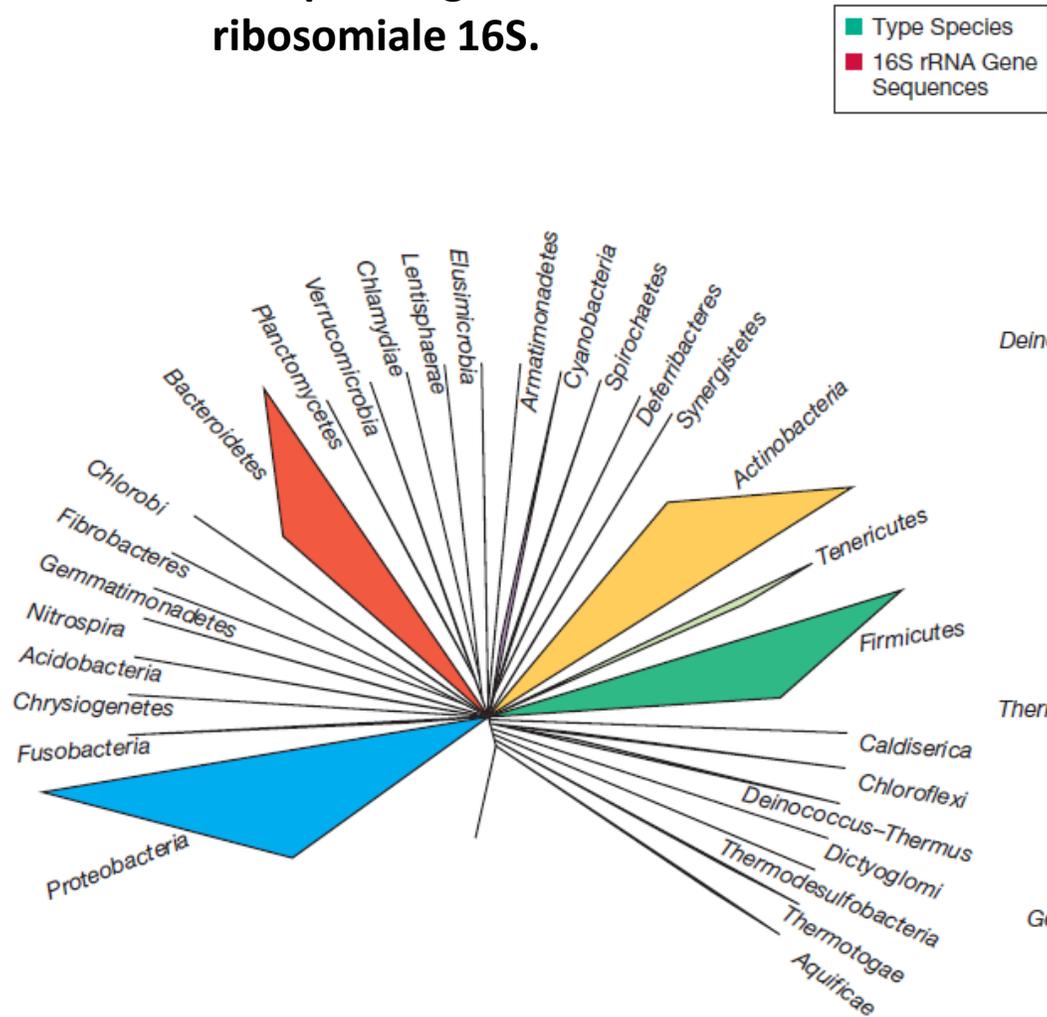
L'acqua dell'oceano contiene il 35‰ di sale. La maggior parte di questi batteri sono presenti negli oceani. Esempi: *Archea*, *Halobacterium*, *Halococcus*.

**Alofili estremi o obbligati:** batteri che richiedono concentrazioni di sale molto elevate (dal 20 al 30%). Esempi: batteri che vivono nel Mar Morto, vasche di salamoia nelle industrie alimentari.

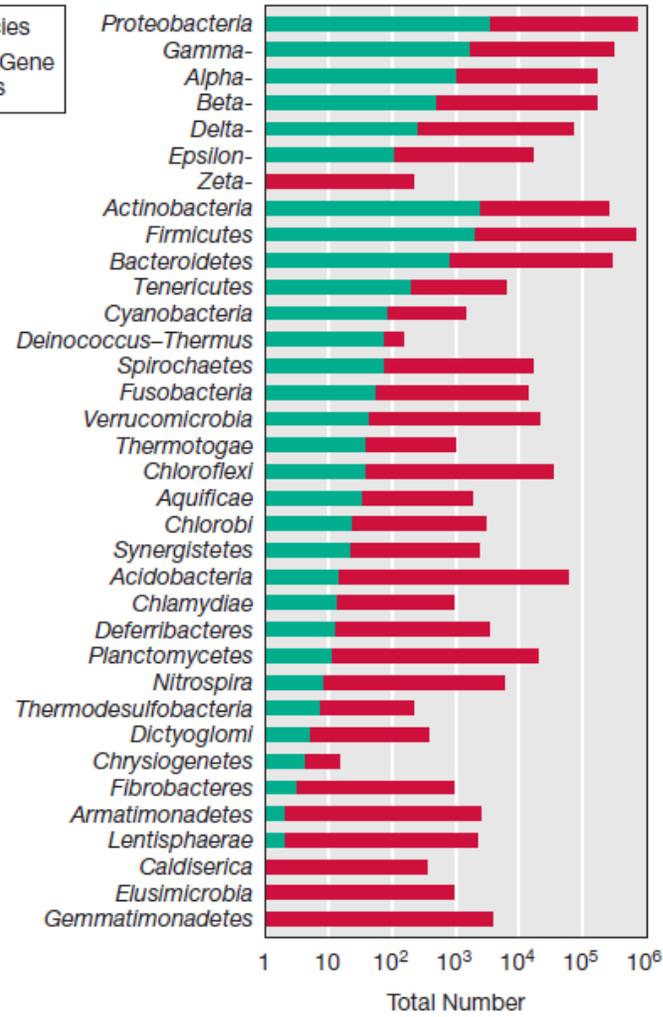
**Alofili facoltativi:** batteri che non richiedono alte concentrazioni di sale per la crescita, ma tollerano fino al 2% o più di sale.

# Diversità genotipica

# Alcuni dei principali phyla di batteri identificati da sequenze geniche dell'RNA ribosomiale 16S.



(a) Major phyla of Bacteria

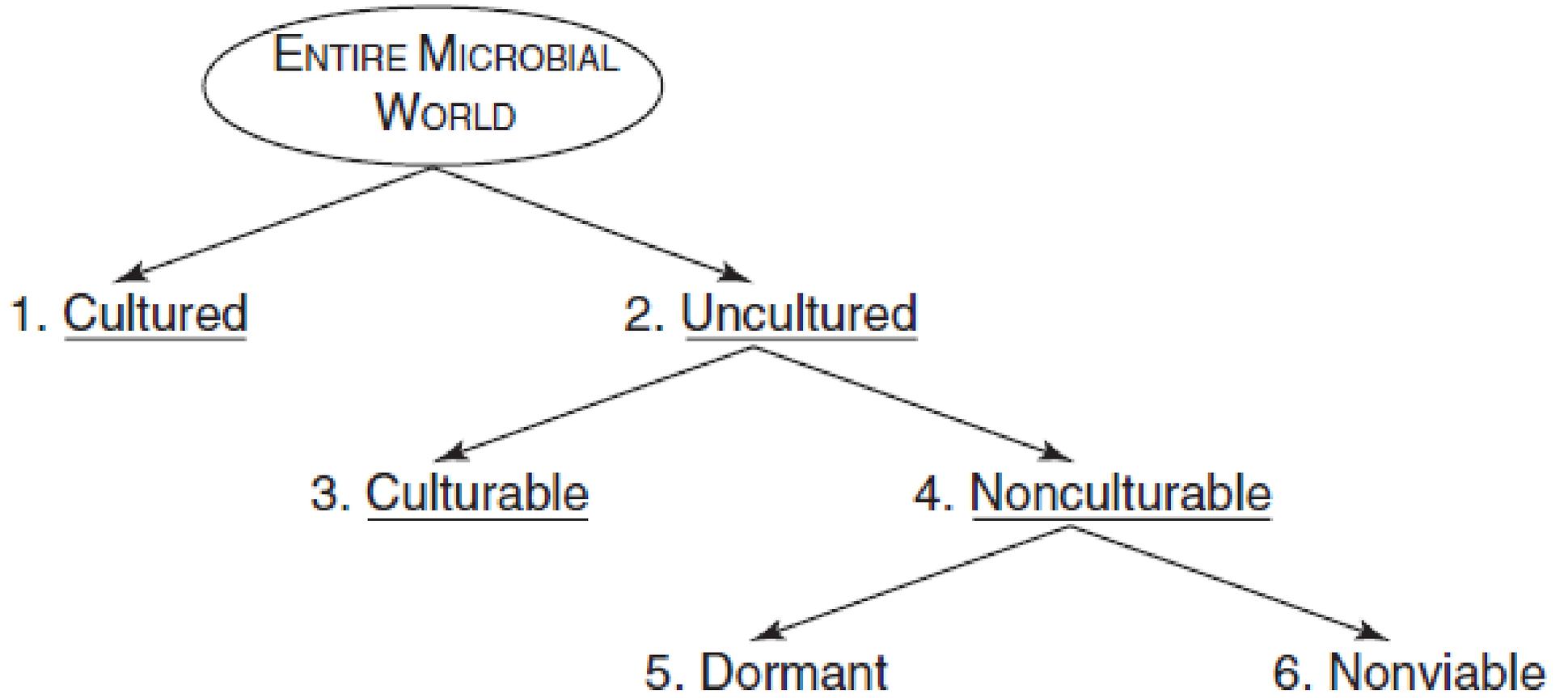


(b) Cultured representatives versus phylotypes

(a) I 29 principali phyla di batteri di cui si sono coltivate le specie. Analisi delle sequenze dei gene 16S rRNA da ambienti naturali suggeriscono che ci siano più di 80 phyla batterici.

(b) Numero di specie caratterizzate e coltivate (barre verdi) e sequenze note del gene 16S rRNA (filotipi, barre rosse) per ciascuno dei 29 principali phyla batterici che hanno almeno una specie caratterizzata in coltura pura. Differenze tra le dimensioni delle barre rosse e verdi indicano quanto i membri di ciascun gruppo siano difficili da isolare e coltivare.

**Oltre il 90% dei generi e delle specie di batteri che è stato possibile coltivare proviene da solo quattro phyla**



Le sei categorie di coltivabilità dei microrganismi in natura. Le categorie sono definite operativamente e sono basate su tecniche di microscopia e procedure tradizionali e innovative di isolamento e crescita.

I **microrganismi coltivati** sono quelli isolati con successo e purificati in laboratorio. Questi sono rappresentati nelle collezioni di microrganismi come quelli negli Stati Uniti e Germania, Belgio, Paesi Bassi, Giappone, Cina, Stati Uniti, Regno Unito, Francia e Polonia (ad es. American Type Culture Collection, ATCC) e Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen (DSMZ). L'informazione derivata da questi microrganismi conservati nelle collezioni microbiche è alla base, per ~99%, di ciò che sappiamo sulla microbiologia.

Il numero e la diversità dei microrganismi coltivati è in costante crescita perché i microbiologi escogitano costantemente nuovi modi per soddisfare le esigenze nutrizionali e i bisogni fisiologici dei microrganismi prelevati dai loro habitat nativi (ad es. suolo, sedimenti, acque, tratti gastrointestinali di animali) e trasportati in terreni di coltura sintetici in laboratorio. Nel 2005 il numero di microrganismi procarioti coltivati era di 6466, appartenenti a 1194 generi e 240 famiglie. Nel 2014 il totale delle specie coltivate era tra > 10.000 a ~ 14.000.

I **microrganismi non coltivati**. Nessuno conosce il grado di diversità microbica nella biosfera. Si stima che il numero di specie non coltivate possa essere può essere  $10^4$  volte a quello delle specie coltivate. I microrganismi non coltivati sono quelli per i quali non è stato ancora trovato un mezzo idoneo di crescita. Concettualmente categoria dei microrganismi non coltivati può essere ulteriormente suddivisa in :

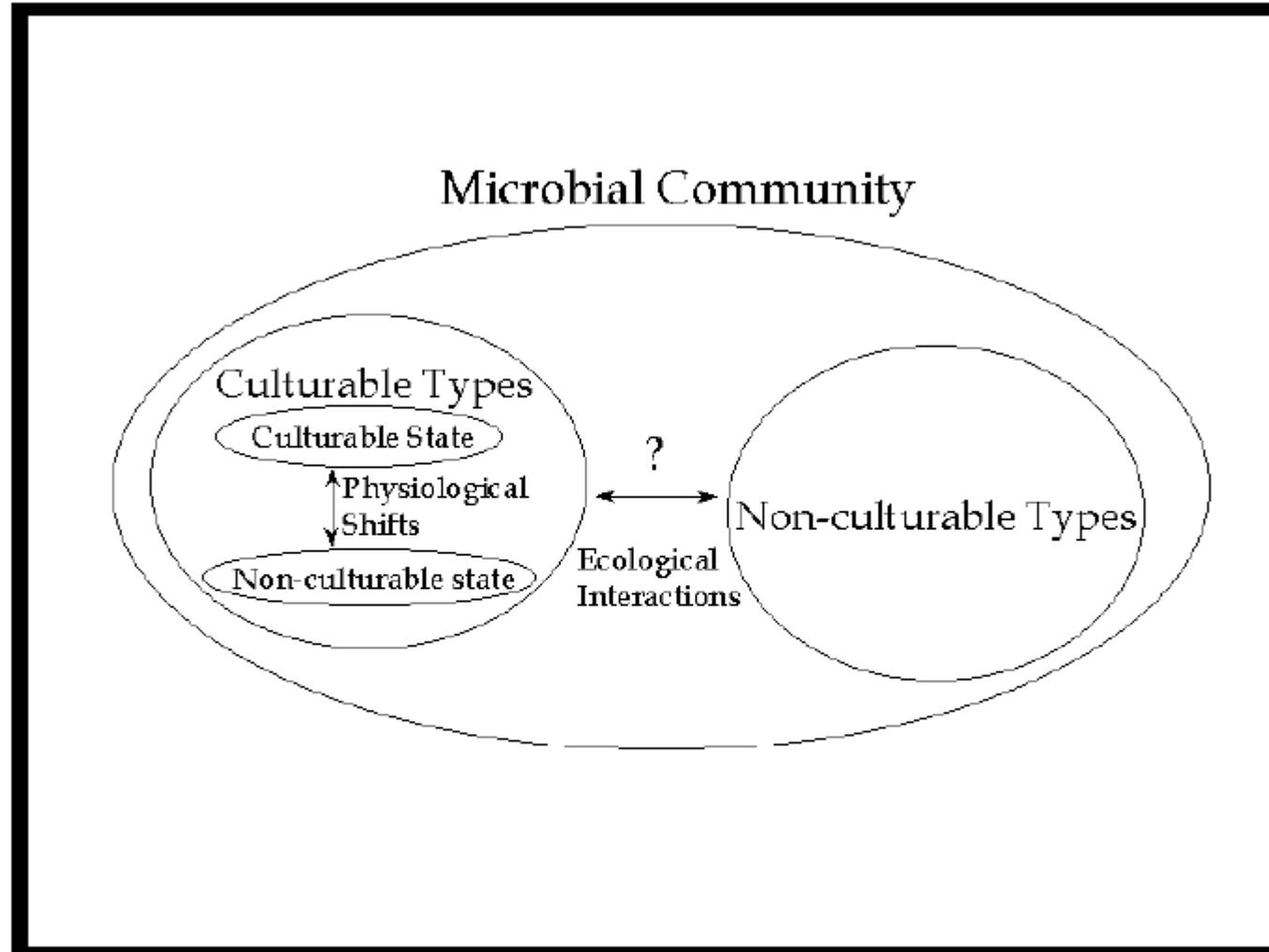
I **microrganismi potenzialmente coltivabili**, sono quelli che verranno coltivati quando un microbiologo intelligente escogiterà un mezzo di crescita che corrisponda alle esigenze nutrizionali dell'organismo, in termini di condizioni di crescita fisiche e chimiche. Quindi, da un punto di vista tassonomico non esistono "microrganismi non coltivabili".

I **microrganismi non coltivabili**, sono quelli presenti nei suoli, nei sedimenti, nelle acque, o in altri habitat il cui stato fisiologico impedisce loro di essere coltivati. Questi possono essere divisi in due ulteriori categorie: dormienti e non vitali

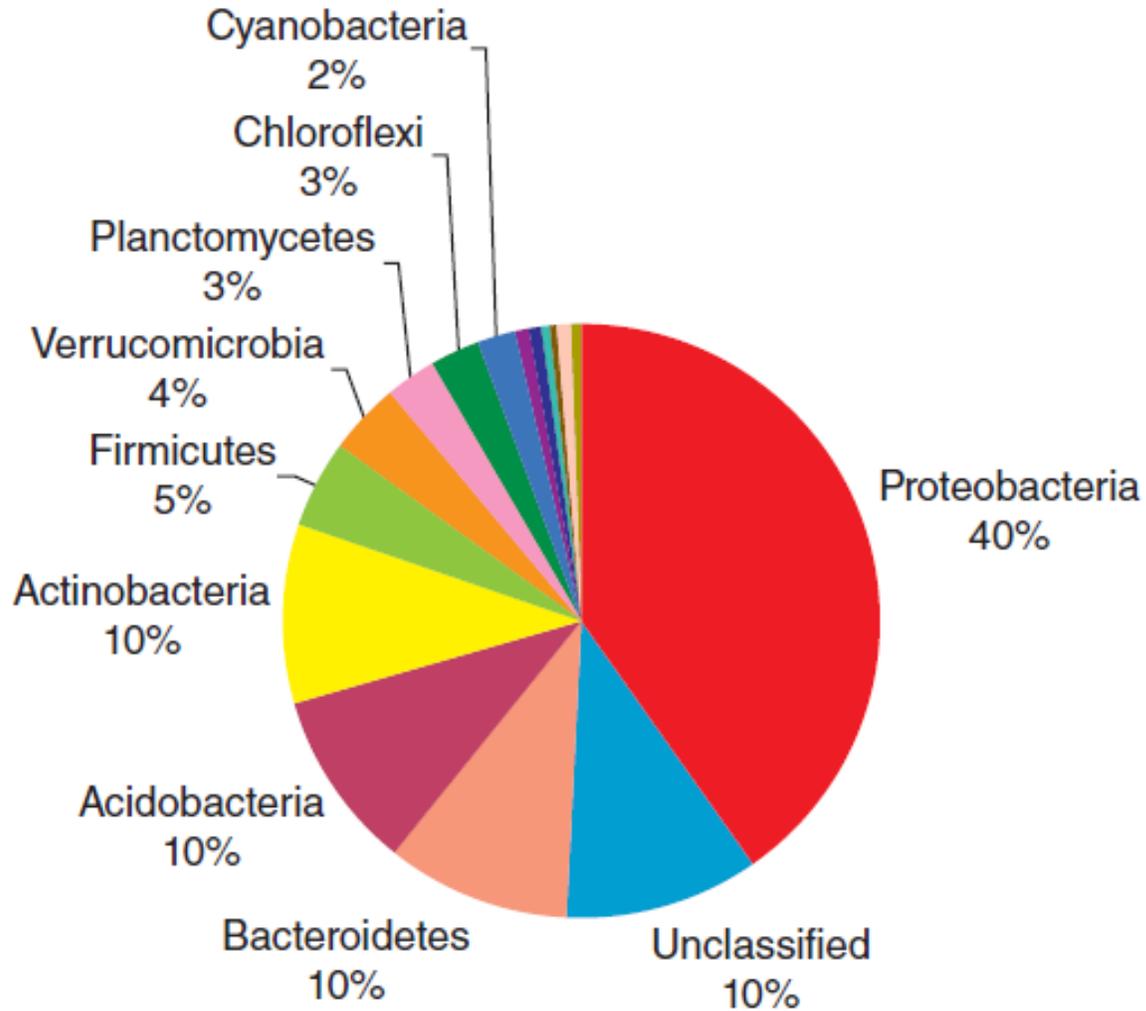
**Cellule dormienti**, sono cellule che potrebbero essere state in quiescenza per così tanto tempo che la loro crescita non è più possibile.

**Cellule non vitali**, sono quelle che non possono essere riportate in vita.

*J.L. Garland, in: Microbial Biosystems: New Frontiers; Proc. 8th Int. Symp. Microbial Ecology, Bell CR, Brylinsky M, Johnson-Green P (ed), Atlantic Canada Society for Microbial Ecology, Halifax, Canada, 1999.*

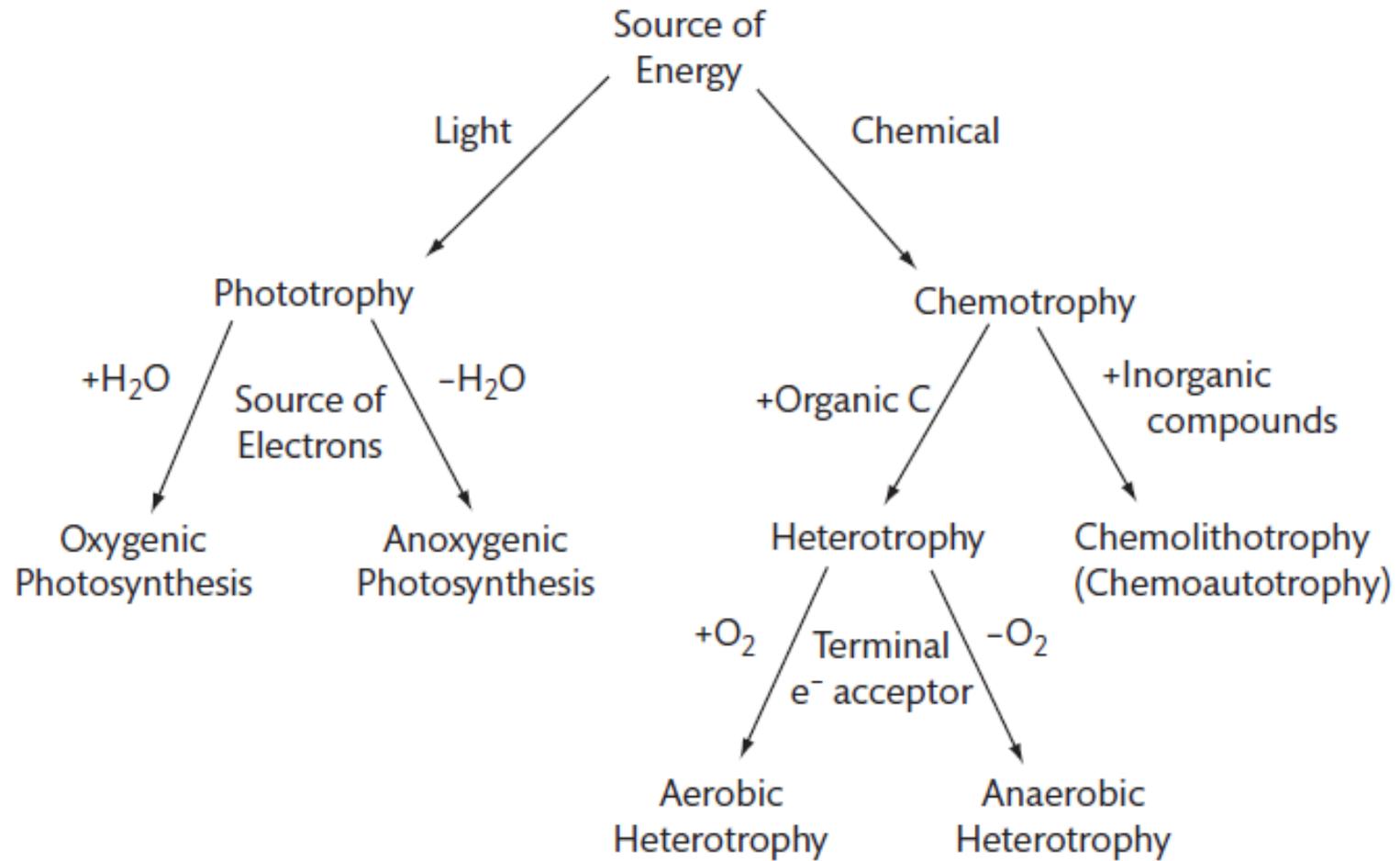


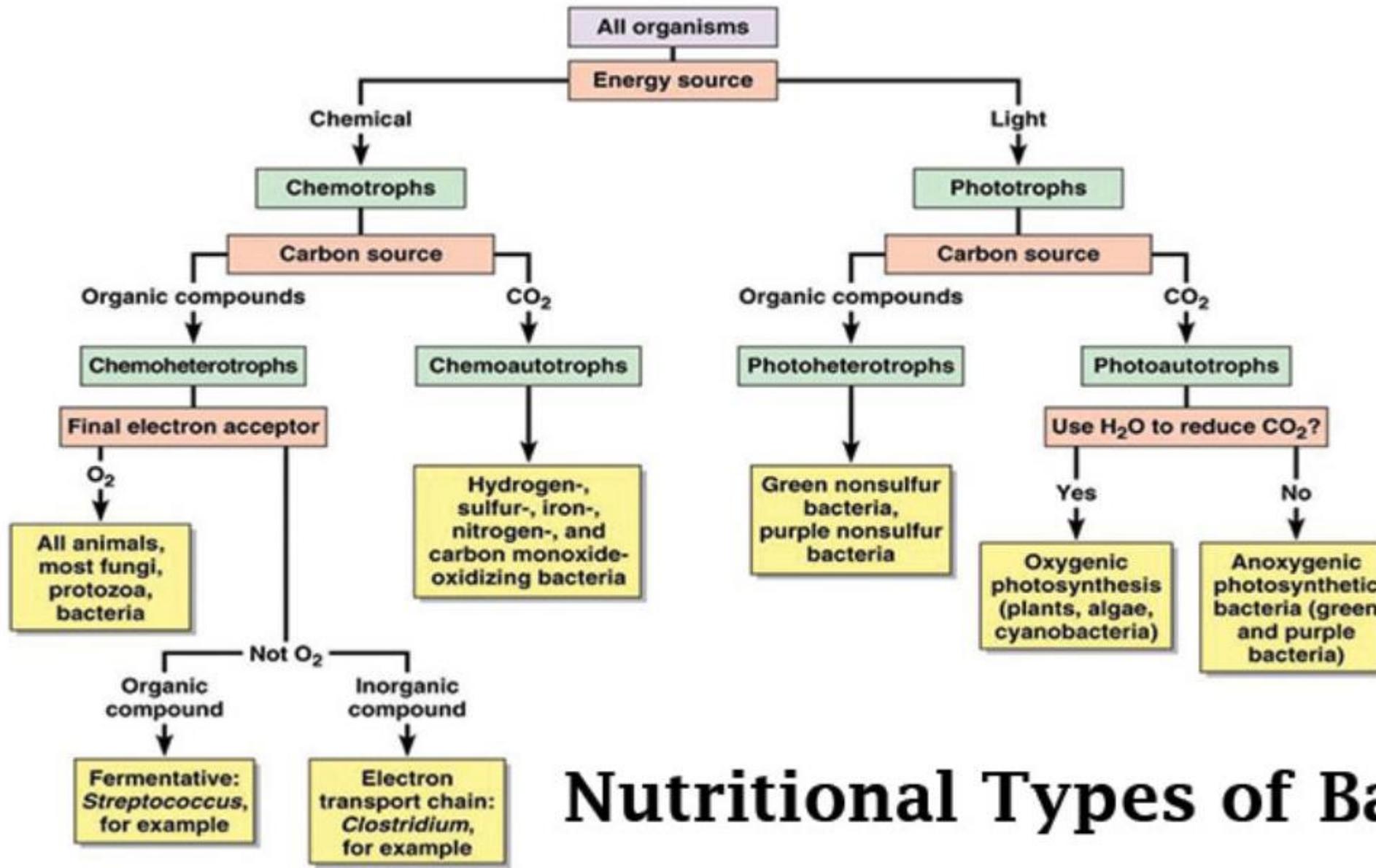
**Fig. 2.** Conceptual model of microbial community indicating culturable and non-culturable types, and the shift in the physiological state of culturable types from a culturable and non-culturable state.



Abbondanza relativa di Phyla batterici isolati da molti habitat acquatici e terrestri. I dati si riferiscono alla comparazione di 28.115 sequenze di rRNA 16S ottenute da 14 diversi tipi di habitat (238 campioni ambientali di estuari, sedimenti, ghiaccio, insetti, laghi, acqua di mare, suolo). Nel grafico sono indicati i Phyla che rappresentano almeno il 2% delle sequenze.

Diversità funzionale dei batteri  
Diversità nutrizionale





# Nutritional Types of Bacteria

## Fonte di energia

**Fototrofi:** possono utilizzare la luce come fonte di energia attraverso processi fotosintetici.

**Chemiotrofi:** ottengono energia dall'ossidazione di molecole organiche o inorganiche ridotte. Non possono eseguire la fotosintesi.

## Fonte di potere riducente (combustibile e donatore di e<sup>-</sup> nella fotosintesi)

**Litotrofi:** alcuni organismi possono utilizzare composti minerali ridotti come donatori di elettroni.

chemolitotrofi e fotolitotrofi

**Organotrofi:** possono utilizzare composti organici come donatori di elettroni.

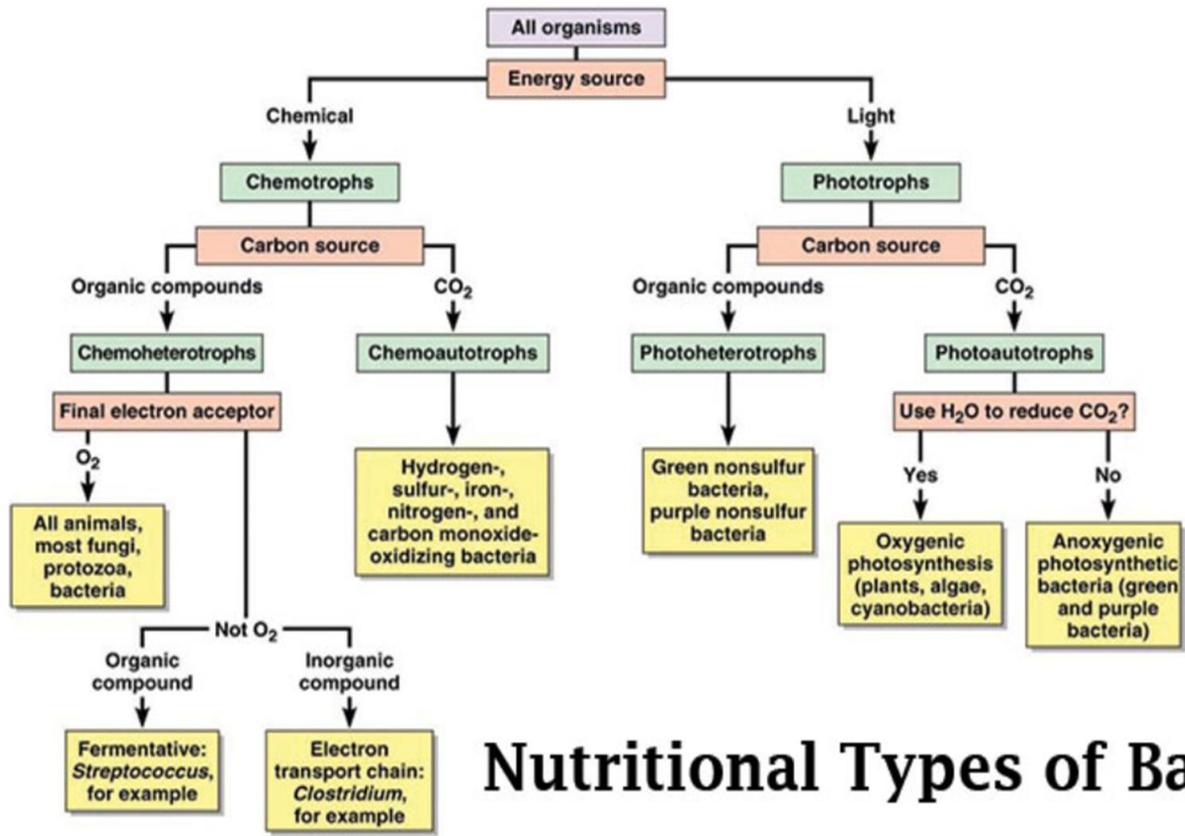
chemiorganotrofi e fotorganotrofi.

**Autotrofi:** batteri che utilizzano anidride carbonica come unica fonte di carbonio. Gli autotrofi si dividono in due tipologie in base all'energia utilizzata per assimilare l'anidride carbonica.

Fotoautotrofi : utilizzato la luce per assimilare la CO<sub>2</sub>. Sono ulteriormente suddivisi in due gruppi sulla base della loro fonte di potere riducente:

- a) autotrofi fotolitotrofici
- b) autotrofi fotorganotrofici

Chemoautotrofi: utilizzano energia chimica per l'assimilazione della CO<sub>2</sub>.



# Nutritional Types of Bacteria

**Fotolitotrofi:** ottengono energia dalla luce e utilizzano composti inorganici ridotti come l' $H_2S$  come fonte di elettroni.

**Fotorganotrofi:** ottengono energia dalla luce e utilizzano composti organici come il succinato come fonte di elettroni.

**Chemiolitotrofi:** ottengono energia da composti inorganici ridotti come  $NH_3$  come fonte di elettroni.

**Chemiorganotrofi:** ottengono energia dall'ossidazione di composti organici come il glucosio e gli amminoacidi.

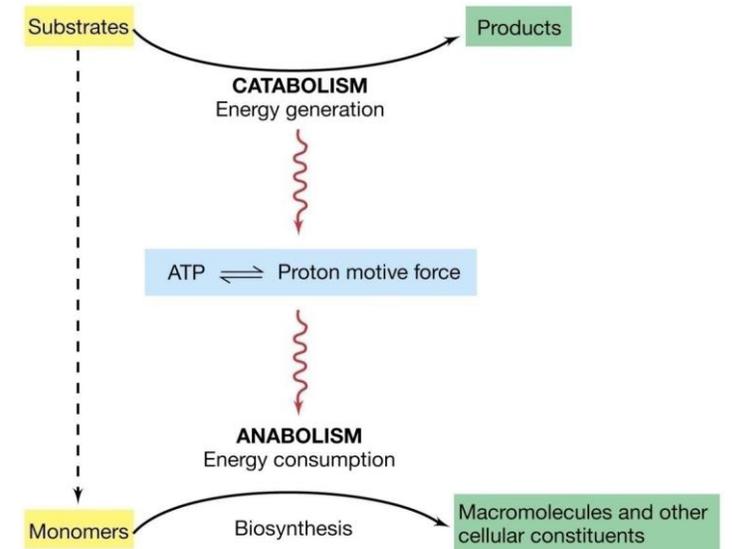
Alcuni batteri possono vivere sia da chemiolitotrofi che da chemiorganotrofi, poiché possono utilizzare glucosio o l' $H_2S$  come fonte di elettroni, come ad esempio *Pseudomonas pseudoflora*.

<https://microbenotes.com/classification-of-bacteria-on-the-basis-of-nutrition/>

**Eterotrofi:** batteri che utilizzano composti organici come fonte di carbonio. Non hanno la capacità di fissare la CO<sub>2</sub>. La maggior parte dei batteri patogeni umani sono eterotrofi. Alcuni eterotrofi hanno semplici esigenze nutritive, altri batteri richiedono nutrienti particolari per la loro crescita e sono noti come *eterotrofi esigenti*

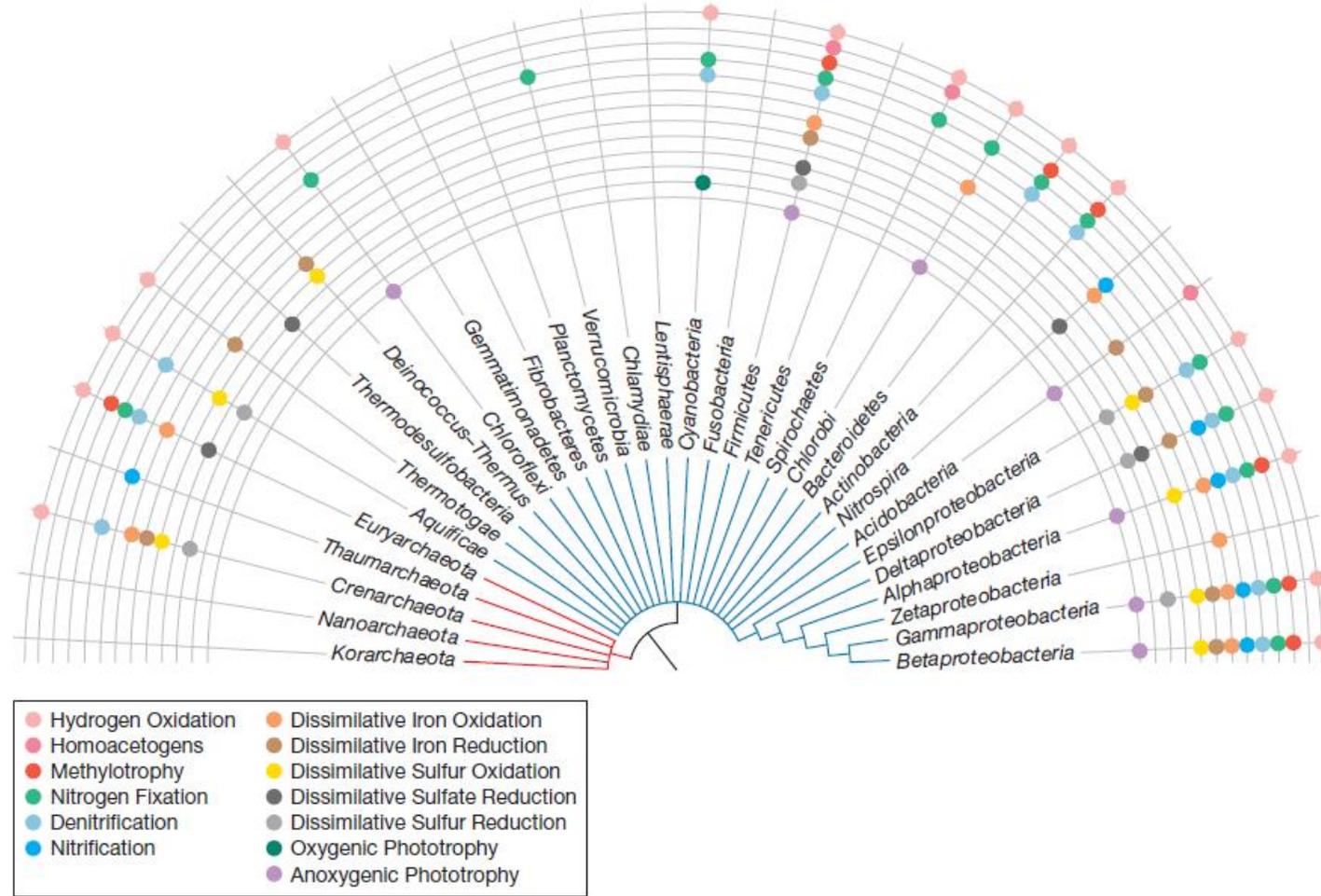
# Diversità funzionale dei batteri

## Diversità metabolica



La diversità metabolica è definita in base ai processi cellulari che rendono possibile la vita microbica.

Microrganismi con tratti metabolici simili possono differire dal punto di vista ecologico ed avere diversa forma e dimensione, tolleranza a stress ambientali , capacità di muoversi etc.



Mappa dei principali tratti funzionali dei principali phyla di batteri e archaea e relazioni tra i phyla microbici come dedotto dall'analisi delle sequenze dei geni RNA ribosomiale 16S. I rami blu indicano phyla di batteri e i rami rossi phyla di Archaea. I cerchi colorati indicano phyla che contengono almeno una specie con un tratto funzionale indicato nella legenda.

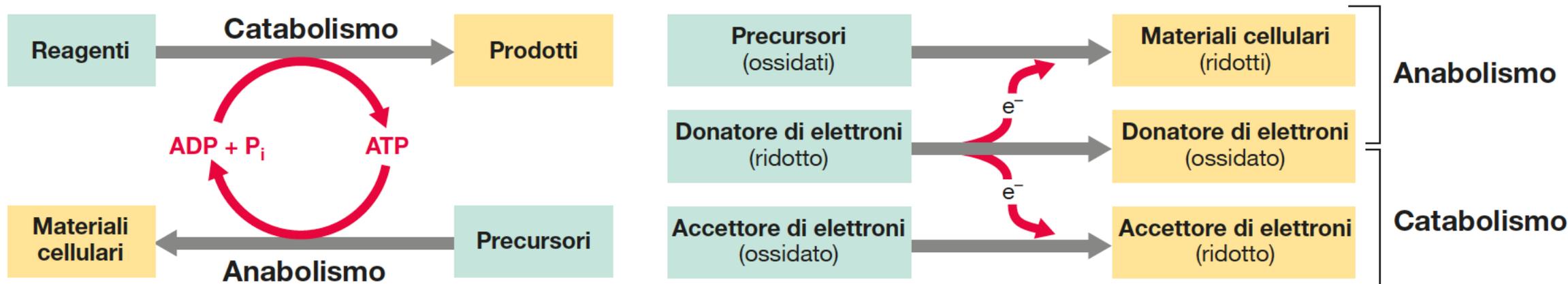
Ci sono almeno tre ragioni per spiegare perché un tratto funzionale è condiviso tra organismi divergenti con differenti caratteristiche dei geni che codificano per l'unità ribosomiale 16S.

- 1) Perdita di geni.** Una caratteristica presente in un antenato comune di diverse discendenze viene successivamente perso in alcuni ma conservato in altri.
- 2) Evoluzione convergente.** Una caratteristica specifica si è evoluta in modo indipendente, in due o più discendenze, e non è codificato da geni omologhi.
- 3) Trasferimento genico orizzontale.** Una situazione in cui i geni che conferiscono una caratteristica particolare sono omologhi e sono stati scambiati tra discendenze lontanamente imparentati.

## Concetto di metabolismo

Il mantenimento dell'integrità, della crescita e della riproduzione degli organismi viventi richiede la sintesi di materiale cellulare e la produzione di energia. La sintesi di materiale cellulare dipende dalle sostanze nutritive che entrano all'interno delle cellule e che vengono sottoposte a una serie di modificazioni chimiche. Dalla somma di questi cambiamenti derivano la produzione di energia (catabolismo) e la sintesi di biomolecole (anabolismo). Le reazioni metaboliche lo sono catalizzate da enzimi in grado di diminuire l'energia di attivazione delle reazioni e determinare il percorso di reazione da utilizzare per la trasformazione delle sostanze.

Per ricavare energia gli organismi utilizzano un donatore di potere riducente (combustibile) e un accettore finale di elettroni (comburente). Il combustibile viene ossidato mentre il comburente si riduce attraverso una reazione ossido-riduttiva esoergonica. L'energia prodotta viene conservata principalmente sotto forma di ATP.



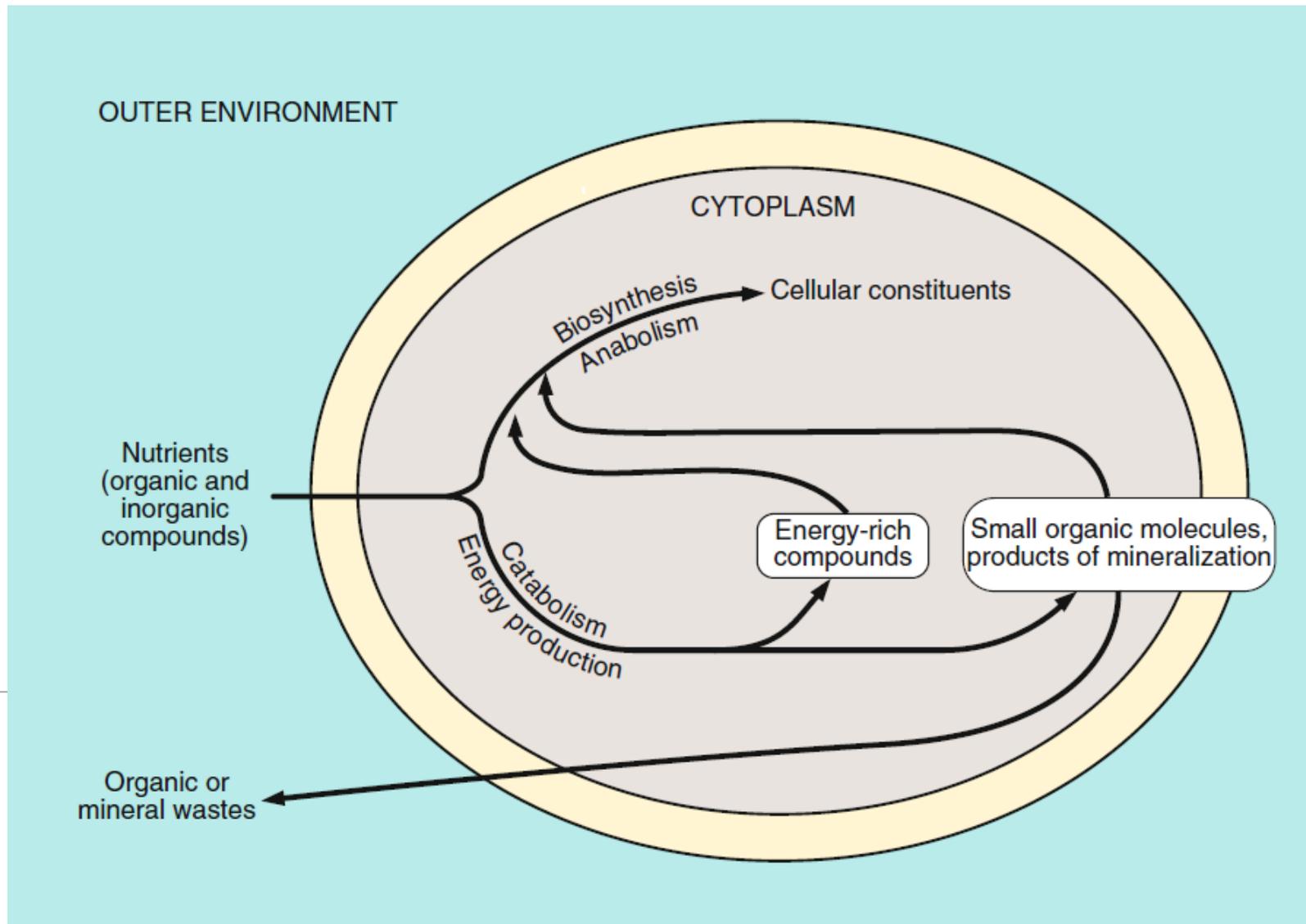
(a) Conservazione dell'energia

(b) Flusso degli elettroni

**Figura 3.1 Accoppiamento tra reazioni metaboliche in base alla conservazione dell'energia e al flusso degli elettroni.**

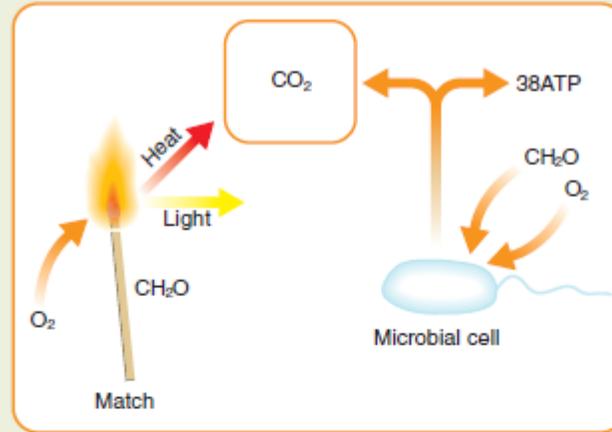
(a) Il catabolismo utilizza reazioni esoergoniche per alimentare la sintesi dell'ATP. L'anabolismo utilizza reazioni endoergoniche, che consumano ATP, per alimentare la biosintesi di materiale cellulare. Una parte dell'energia va persa sotto forma di calore

(non illustrata nella figura) e non può essere conservata con la formazione di ATP. (b) Le cellule richiedono potere riducente, sotto forma di un donatore di elettroni ridotto, come fonte degli elettroni ( $e^-$ ) necessari per eseguire le reazioni anaboliche e cataboliche. Le sostanze che entrano nei processi metabolici sono indicate in verde, quelle che escono sono indicate in giallo.

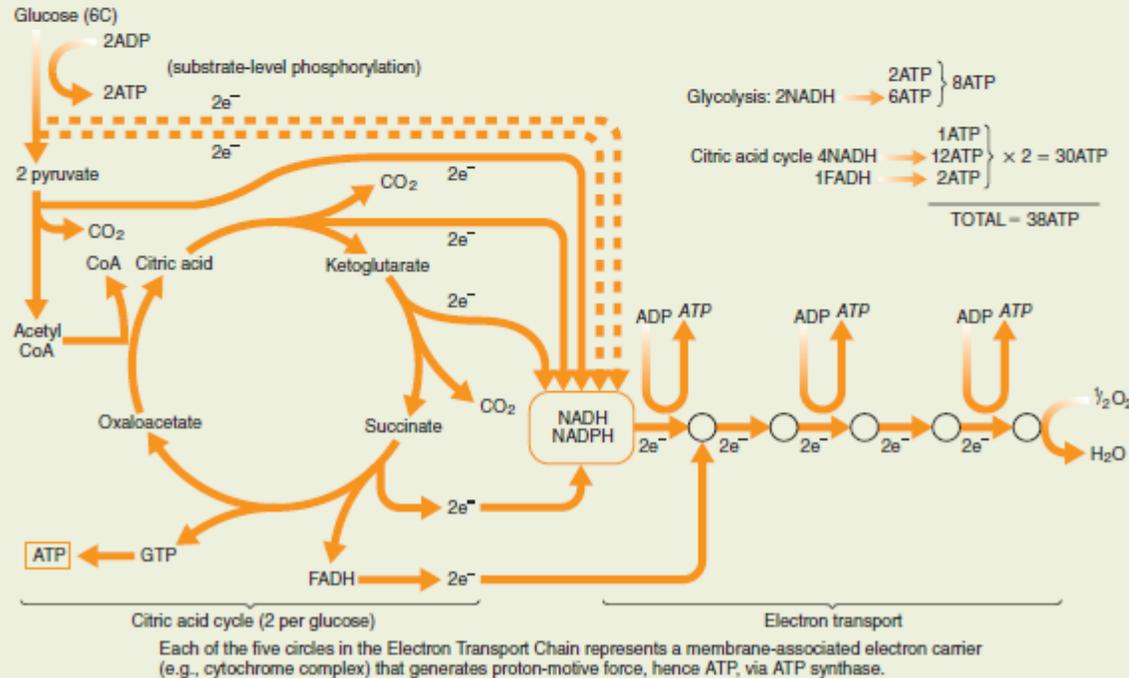


Bertrand, J. C., Caumette, P., Lebaron, P., Matheron, R., Normand, P., & Ngando, T. S. (Eds.). (2015). Environmental microbiology: Fundamentals and applications (p. 993). Dordrecht: Springer Verlag

## The miracle of electron transport for ATP production: comparing a burning match to aerobic respiration



### Summary of glycolysis, the citric acid cycle, and aerobic respiration



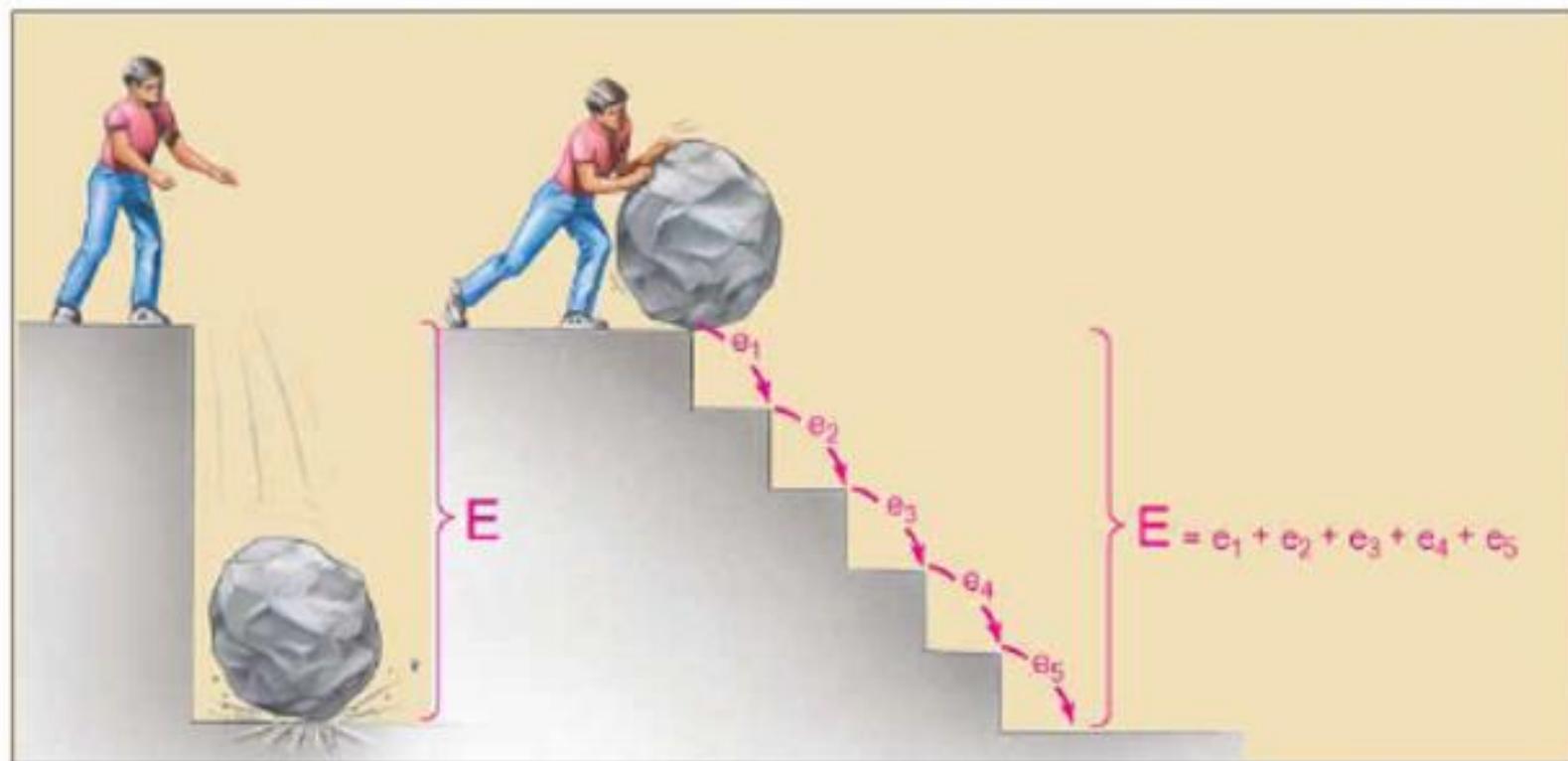


FIGURA 7-1

### Variazioni di energia libera

Il rilascio di energia da una molecola di glucosio è analogo alla liberazione di energia da parte di un oggetto che cade. L'energia totale liberata ( $E$ ) è la stessa, sia che essa venga rilasciata tutta in una volta, attraverso il passaggio su una serie di gradini.

## Il metabolismo: il reperimento del C e la produzione di energia

**Batteri autotrofi.** Batteri che sintetizzano molecole organiche da sostanze inorganiche ( $H_2O$ ,  $CO_2$ ,  $H_2S$ , sali minerali).

i) **Fotoautotrofi.** Batteri che catturano l'energia della luce solare e la trasformano in energia chimica. In questo processo la  $CO_2$  viene ridotta a carboidrati. Il donatore di potere riducente può essere l' $H_2O$  e in questo caso si produce  $O_2$ . Alcuni batteri fotoautotrofi sono anaerobi e hanno pigmenti di batterioclorofilla e batteriovirdina.

Batteri sulfurei porpora: ottengono potere riducente dai composti ridotti dello zolfo, ad esempio *Chromatium*, *Theopedia rosea*, *Thiospirillum*.

Batteri sulfurei verdi: usano l'idrogeno solforato ( $H_2S$ ) come donatore di potere riducente come *Chlorobium limicola* e *Chlorobacterium*.

I batteri fototrofi che ottengono potere riducente da fonti inorganiche come  $H_2O$ , solfuri e tiosolfati sono noti come fotolitotrofi.

I batteri fototrofi che ottengono potere riducente da fonti organiche, come l'acido piruvico, sono noti come fotorganotrofi ( $CO_2 + \text{piruvato} \rightarrow CH_2O + \text{malato}$ )

**Batteri chemioautotrofi.** Organicano CO<sub>2</sub> in assenza di fotosintesi. Questi batteri ossidano sostanze inorganiche ridotte con l'aiuto dell'ossigeno atmosferico. Questa reazione esotermica rilascia l'energia che viene utilizzata per guidare i processi sintetici della cellula.

**Sulphomonas (batteri solfurei):** ottengono energia dall'ossidazione dello zolfo elementare o dell'H<sub>2</sub>S, ad esempio *Thiobacillus*, *Beggiatoa*.

**Batteri ossidanti lo zolfo elementare:** batteri solfurei denitrificanti ossidano S<sup>0</sup> in H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (*Thiobacillus denitrificans*:  $2S + 2H_2O + 3O_2 \rightarrow 2H_2SO_4 + 126 \text{ kcal}$ ).

**Batteri ossidanti i solfuri:** ossidano H<sub>2</sub>S e rilasciano S (*Beggiatoa*  $\rightarrow 2H_2S + 4O_2 \rightarrow 2H_2O + 2S \Delta G = -141,8 \text{ kcal}$ ).

**Hydromonas (batteri H ossidanti):** convertono H<sub>2</sub> in H<sub>2</sub>O (*Bacillus pantotrophus*, *Hydrogenomonas*:  $2H_2 + O_2 \rightarrow 2H_2O \Delta G = -55 \text{ kcal}$ ;  $4H_2 + CO_2 \rightarrow 2H_2O + CH_4 \Delta G = -4,3 \text{ kcal}$

**Ferromonas (batteri del ferro):** ottengono energia dall'ossidazione dei composti ferrosi in forme ferriche. (*Thiobacillus ferroxidans*, *Ferrobacillus*, *Leptothrix*:  $4FeCO_3 + 6H_2O + O_2 \rightarrow 4Fe(OH)_3 + 4CO_2 \Delta G = -81 \text{ kcal}$ ).

**Batteri metanigeni:** ottengono la loro energia dall'ossidazione del CH<sub>4</sub> in H<sub>2</sub>O e CO<sub>2</sub> (*Methylomonas*, *Methylobacter*, *Methylococcus*:  $CH_4 + 2O_2 \rightarrow CO_2 + 2H_2O \Delta G = -193,5 \text{ kcal}$ ).

**Nitrosomonas e Nitrobacter (batteri nitrificanti):** ottengono energia dall'ossidazione di NH<sub>4</sub><sup>+</sup> e NO<sub>2</sub><sup>-</sup> in NO<sub>3</sub><sup>-</sup>.  
*Nitrosomonas*:  $NH_3 + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow H_2O + HNO_2 \Delta G = -65,7 \text{ kcal}$ ; *Nitrobacter*:  $NO_2^- + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow NO_3^- \Delta G = 15,6 \text{ kcal}$ .

**Batteri ossidanti CO:** ossidano il CO in CO<sub>2</sub> (*Desulfovibrio desulfuricans*:  $2CO + O_2 \rightarrow 2CO_2 + H_2$  oppure  $3CO + H_2SO_3 \rightarrow 3CO_2 + H_2S$ ).

**Batteri eterotrofi:** ottengono la loro fonte di carboni e di energia da sostanze organiche, vive o morte. La maggior parte dei batteri patogeni degli esseri umani, di altre piante e animali sono eterotrofi. Alcuni eterotrofi hanno un semplice fabbisogno nutrizionale mentre alcuni richiedono vitamine e altre sostanze che promuovono la crescita. Tali organismi sono chiamati eterotrofi esigenti.

I **batteri eterotrofi** sono di due tipi:

1) **Fotoeterotrofi:** possono utilizzare l'energia della luce (alcuni di loro MIXOTROFI), possono utilizzare composti organici, oltre che la CO<sub>2</sub>, come fonte di carbonio.

**Batteri porpora non solfurei** (*Rhodospirillum*, *Rhodomicrobium*, *Rhodopseudomonas palustris*).

2) **Chemioeterotrofi:** ottengono sia carbonio che energia da composti organici come carboidrati, lipidi e proteine.  $[(CH_2O)_n] + O_2 \rightarrow CO_2 + H_2O + \text{Energia}$

## **Microrganismi chemiorganotrofi (chemioeterotrofi)**

L'ossidazione dei composti organici può essere parziale o completa. Quando è parziale, le molecole organiche che si producono hanno peso molecolare più piccolo e sono più ossidate delle molecole organiche utilizzate come nutrienti.

La completa l'ossidazione produce la formazione di composti minerali ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{NH}_3$ , ecc.). **Questo si chiama processo di mineralizzazione delle fonti organiche.** I prodotti di ossidazione possono rimanere all'interno della cellula o essere escreti sotto forma di rifiuti. Quindi, il chemiorganotrofi sono decompositori di materia organica e ne garantiscono la progressiva mineralizzazione, rilasciando composti minerali nell'ambiente esterno ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{HS}^-$ ).

Tre categorie principali di chemioetrotrofi:

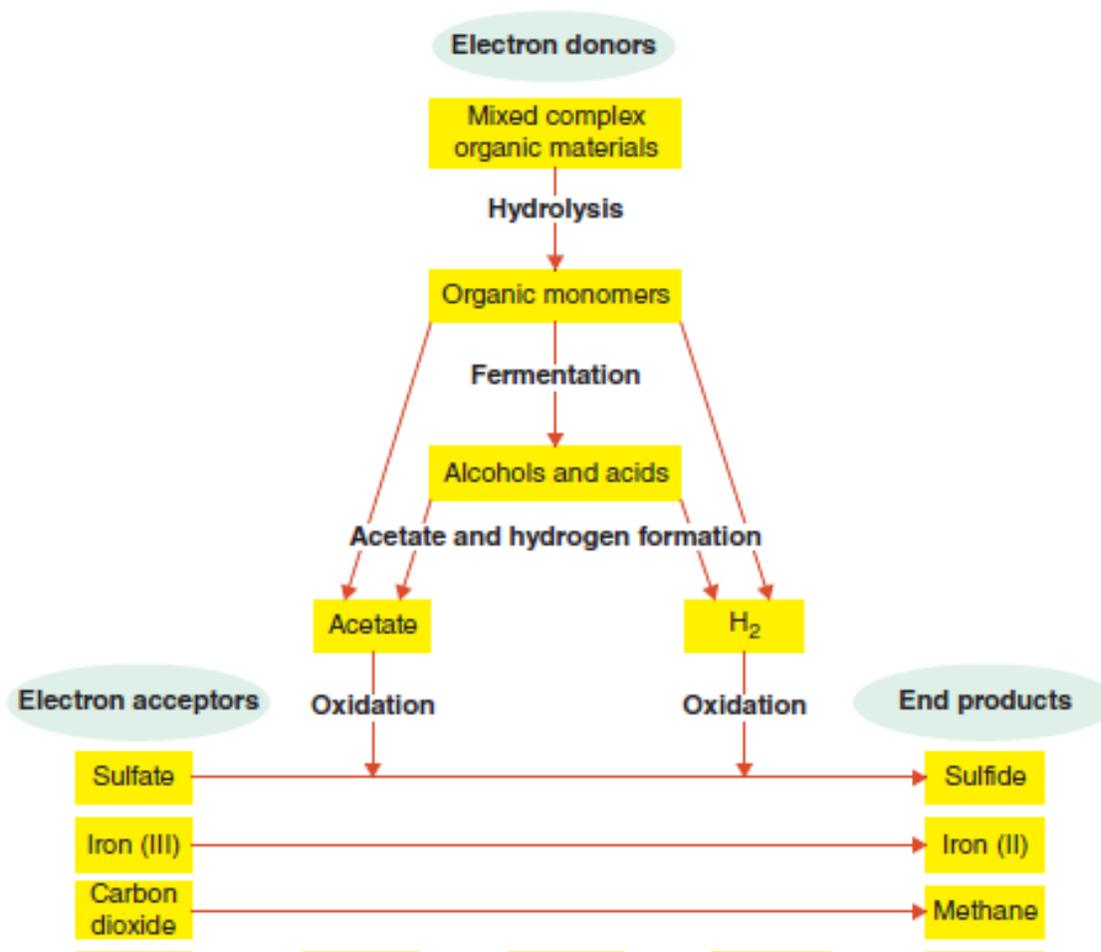
**1) batteri saprofiti, 2) batteri parassiti e 3) batteri simbiotici**

**a) batteri saprofiti:** utilizzano sostanza organica morta (**DETRITO**). Questi batteri secernono enzimi idrolitici extracellulari per digerire il cibo fuori dalla loro cellula e poi assorbirlo. Gli enzimi sono secreti per idrolizzare i composti complessi, come carboidrati e proteine, in composti solubili più semplici, che vengono facilmente assorbiti.

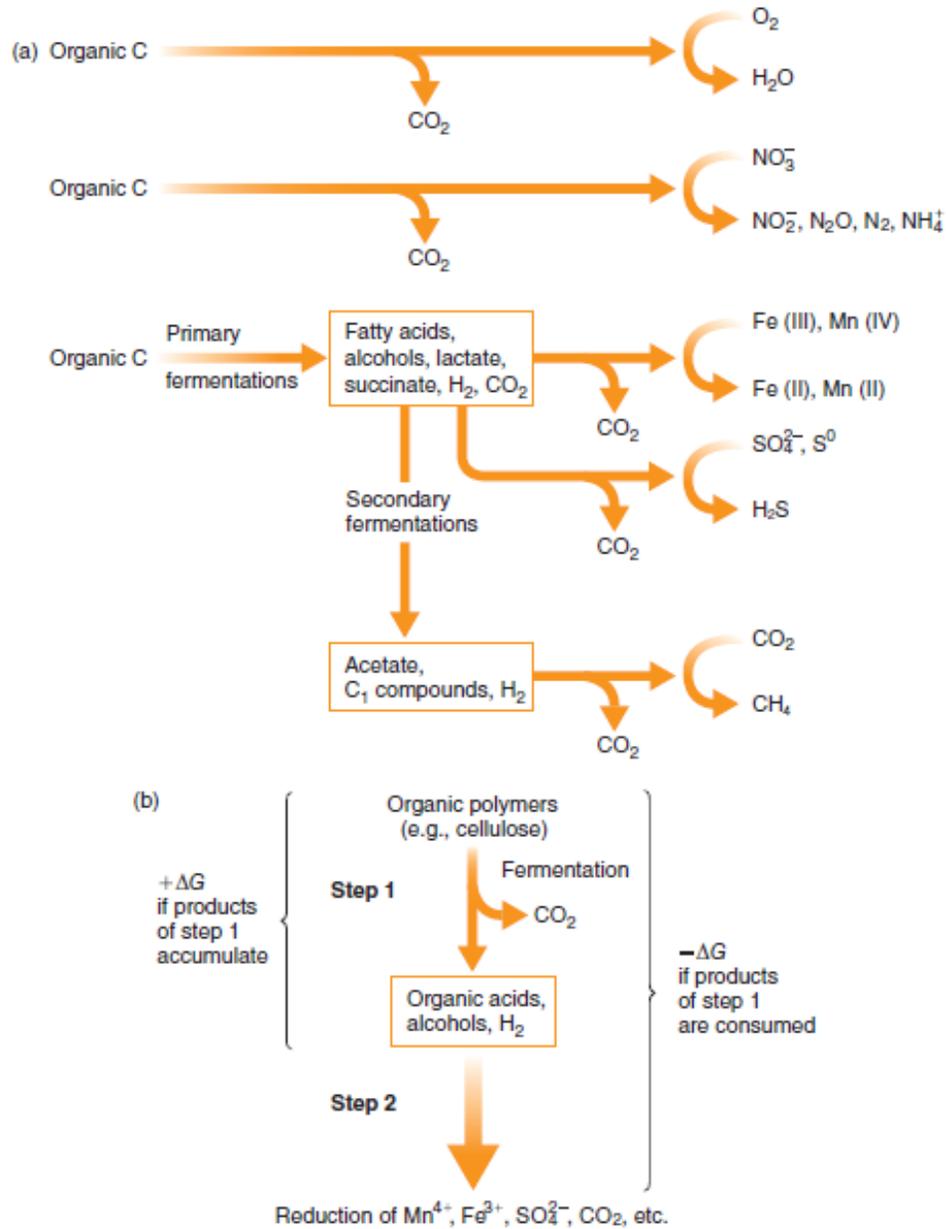
**b) batteri parassiti:** ottengono il loro nutrimento dai tessuti degli ospiti su cui crescono. Possono essere innocui o causare gravi malattie. I batteri parassiti che causano malattie delle piante e degli animali sono noti come «patogeni» (*Bacillus typhosus*, *B. anthracis*, *B. tetani*, *B. diphtheriae*, *B. tuberculosis*, *B. pneumoniae*, *Vibrio cholerae*, *Salmonella*, ecc.)

**c) batteri simbiotici:** vivono in stretta e benefica associazione con altri organismi. Gli esempi comuni sono i batteri che fissano l'azoto in associazione con le radici delle piante (*Bacillus radicolica*, *Rhizobium*). Questi batteri fissano l'azoto atmosferico libero in composti azotati che vengono utilizzati dalle piante. In cambio, la pianta fornisce loro nutrienti e protezione.

# Metabolismi anaerobici



I processi metabolici anaerobici sono spesso eseguiti da molte popolazioni cooperanti che costituiscono catene alimentari cooperative. Materiali organici come quelli derivati dalla biomassa vegetale vengono fermentati in habitat anaerobici, portando alla costituzione di riserve extracellulari transitorie di idrogeno e acetato. L'idrogeno e l'acetato vengono utilizzati direttamente come donatori di elettroni da almeno quattro gruppi funzionali chiave di microrganismi: riduttori di solfati, riduttori di ferro e i metanigeni



Flusso di C ed elettroni nelle catene alimentari anaerobiche.

(a) Differenze tra respirazione con ossigeno e la respirazione con nitrati (eseguita da singoli microrganismi) e la cooperazione di più popolazioni di anaerobi che si verifica durante la riduzione del ferro, la riduzione del manganese, la riduzione dei solfati e la metanogenesi. (b) Come il metabolismo anaerobico (fase 2) consente di ottenere di energia.

# Riassumendo

---

## **Energia per il metabolismo**

Luminosa

Chimica

Donatore potere riducente inorganico

↳ **Fotolitotrofi**

Donatore potere riducente inorganico

↳ **Chemiolitotrofi**

Donatore di potere riducente organico

↳ **Foto-organotrofi**

Donatore di potere riducente organico

↳ **Chemio-organotrofi**

Donatore di e minerale  
LITOTROFI

Donatore di e organico  
ORGANOTROFI

Energia luminosa  
FOTOTROFI

FOTOLITROFI  
Piante verdi  
Alghe  
 $CO_2 + 2H_2O \rightarrow$   
 $\rightarrow (CH_2O) + H_2O + O_2$

FOTO-ORGANOTROFI

Batteri porpora non sulfurei

Batteri sulfurei porpora  
Batteri sulfurei verdi  
 $CO_2 + 2H_2A \rightarrow (CH_2O) + H_2O + 2A$

$CO_2 + \text{malato} \rightarrow$   
 $(CH_2O) + \text{piruvato}$

Energia chimica  
CHEMIOTROFI

CHEMIOLITOTROFI  
Batteri nitrificanti  
Batteri solfo-ossidanti.  
Ferrobatteri

CHEMIO-ORGANOTROFI

Animali  
Vegetali senza clorofilla  
Microrganismi eterotrofi

$NH_4^+ + 3/2O_2 \rightarrow$   
 $\rightarrow NO_2^- + H_2O + 2H^+$

$DH_2 + A \rightarrow D + AH_2$