

# Ecologia dei batteri purpurei



---

PROF.STEFANO DUMONTET – DOTT.SSA ROSA ANNA NASTRO

# Batteri porpora sulfurei

---

- Fototrofi anossigenici
- Utilizzano H<sub>2</sub>S come donatore di elettroni
- Colonizzano ambienti anaerobici raggiunti dalla radiazione luminosa in cui si verifica un accumulo di H<sub>2</sub>S ) laghi, sorgenti idrotermali sulfuree. Si trovano anche nei tappeti microbici e nei sedimenti delle paludi salmastre
- Utilizzano fotosistema di tipo Q
- Contengono batterioclorofilla a o b
- Fissano la CO<sub>2</sub> attraverso il Ciclo di Calvin

*Classe: Gammaproteobacteria*

*Ordine: Cromatiales*

*Famiglie: Chromatiaceae,*

*Ectothiorodospiraceae*

*Generi chiave:*

*Chromatium,*

*Thermochromatium*

*Ectothiorhodospira*

---

Durante la crescita autotrofa, si verifica la formazione di granuli di zolfo elementare  $S^0$ . Questo viene utilizzato come donatore di elettroni in presenza di scarse quantità o assenza di  $H_2S$ , con formazione di  $SO_4^{2-}$ .

Possono utilizzare tiosolfato ( $S_2O_3^{2-}$ ) come fonte di potere riducente.

La posizione dei granuli così come la disposizione interna dei sistemi di membrane fotosintetiche sono utilizzati come criteri per la loro classificazione.

Questi organismi si ritrovano comunemente nelle acque lacustri stratificate contenenti solfuri e nei sedimenti anossici delle paludi salmastre.

Molte specie si comportano come alofili estremi o alcalofili e rappresentano quelli che tra i Bacteria conosciuti mostrano tali caratteristiche in maniera più marcata.

Colonizzano prevalentemente laghi salmastri, in quelli ad elevato pH, nelle saline dove alte concentrazioni di  $SO_4^{2-}$  consentono lo sviluppo dei batteri solfatoriduttori che producono  $H_2S$

## Batteri purpurei non sulfurei

I batteri porpora non sulfurei sono procarioti gram-negativi (alfa e beta proteobatteri) fotosintetici che convertono l'energia luminosa in energia chimica attraverso il processo della fotosintesi anossigenica.

I batteri porpora contengono pigmenti fotosintetici quali le batterioclorofille e i carotenoidi e possono crescere autotroficamente con  $\text{CO}_2$  come unica fonte di carbonio.

I batteri porpora condividono con i procarioti fototrofi ossigenici - i cianobatteri - la capacità di produrre energia mediante la fotofosforilazione. Tuttavia, a differenza dei cianobatteri e dei fototrofi aerobi anossigenici (fotoeterotrofi), la fotosintesi nei batteri porpora si verifica solo in condizioni anossiche. Questo è anche vero per gli altri fototrofi anossigenici: batteri verdi sulfurei e non sulfurei. **Questi batteri richiedono condizioni anossiche per la fotosintesi perché la sintesi dei pigmenti è repressa dall'ossigeno molecolare. Quindi, il successo competitivo dei batteri porpora in natura richiede sia luce che condizioni anossiche. Questa combinazione si trova comunemente in laghi, stagni, estuari e altri ambienti acquatici in cui è presente  $\text{H}_2\text{S}$**

Presentano un raggruppamento di geni fotosintetici - PGC: comprende operoni di geni coinvolti nel processo fotosintetico (proteine per biosintesi pigmenti coinvolti nella fotosintesi anossigenica e nella formazione del centro di reazione, proteine regolatrici, etc)

I batteri porpora non sulfurei sono essi stessi un alimento altamente nutriente per la mesofauna del suolo e dei sedimenti, nonché per molti organismi zooplanctonici filtratori. I loro benefici nutrizionali sono notevoli:

- 1) La piccola dimensione delle loro cellule (0,6-0,9 x 1,2-2,0  $\mu\text{m}$ ) li rende facilmente ingeribili anche dagli animali più piccoli e da organismi con apparati filtratori molto fini.
- 2) Poiché la loro parete cellulare è priva di cellulosa, sono più facilmente digeribili delle alghe.
- 3) Hanno un alto contenuto proteico e contengono importanti vitamine del gruppo B, lipidi e cofattori biologici.
- 4) Quando sono fotosinteticamente attivi sotto una luce nello spettro del blu, sono ricchi di pigmenti salutari come l'astaxantina
- 5) Promuovono la produttività dello zooplancton e possono essere utilizzati per arricchire dal punto di vista nutrizionale mangimi per acquacoltura a base di zooplancton (es. *Artemia salina*)

I batteri porpora non sulfurei sono proteobatteri gram-negativi flagellati. Sono una componente fondamentale delle reti alimentari da eoni. Anche se sono di forma primitiva, possono essere piuttosto sofisticati nella loro capacità di adattarsi a diverse condizioni ambientali. La chiave di questa adattabilità è la loro capacità di passare dal metabolismo autotrofo a quello eterotrofo.

Questi batteri sono particolarmente noti per la loro pigmentazione intensa. I pigmenti principali includono i carotenoidi e le batterioclorofille *a* e *b*. Mentre alcune specie possono essere effettivamente porpora, altre possono essere di diversi colori, dal giallo al rosso sangue. *Rhodopseudomonas palustris*, batterio ubiquitario nelle acque e nel suolo, può variare considerevolmente di colore, anche se caratteristicamente assume una tonalità ambrata rosea; la sua pigmentazione è stata descritta come variante da marrone chiaro a color pesca

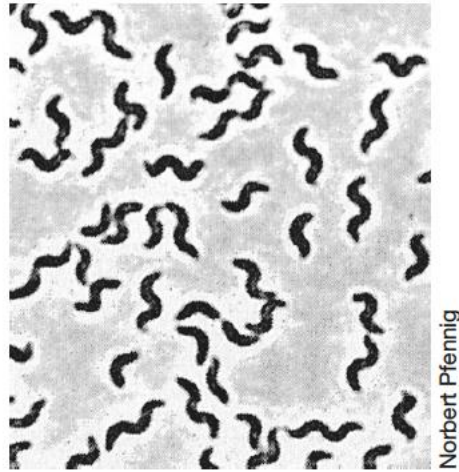
Geocronologiche	Intervallo temporale
Eone	mezzo miliardo di anni
Era	molte centinaia di Ma
Periodo	da 22 a 80 Ma
Epoca	decine di Ma
Età	da 2 a 10 Ma

*R. palustris* è uno degli organismi metabolicamente più versatili che esistono. La specie è ubiquitaria nei suoli, in nelle acque e nei sedimenti d'acqua dolce e marini. Può sopravvivere entro un intervallo estremo di temperatura, di pH e di salinità e prosperare sia in condizioni aerobiche che anaerobiche. Può rispondere rapidamente alle fluttuazioni dell'ossigeno disciolto e delle concentrazioni di azoto/carbonio organico. In condizioni estremamente povere di nutrienti, può fissare l'azoto. Sebbene abbia un metabolismo fotoautotrofo, molto simile alle alghe, in assenza di luce è in grado di «nutrirsi» di sostanza organica e di «respirare» (chemioeterotrofia). Tuttavia, è prevalentemente un **fotoeterotrofo anaerobico** che predilige i composti organici aromatici e gli acidi organici (ad esempio gli acidi grassi) come fonti di carbonio.

I suoi carotenoidi (assorbimento massimo  $\sim 475$  nm) e le sue batterioclorofille (assorbimento massimo  $\sim 850$  nm) possono utilizzare in modo efficiente i livelli relativamente bassi di luce che penetrano nel suolo, sedimenti e acque profonde (fino a  $\sim 150$  m). E' in grado di alterare la proporzione relativa dei suoi pigmenti per adattarsi a condizioni ambientali specifiche. Ad esempio, quando la luce blu è abbondante, produce principalmente carotenoidi (assumendo un colore arancione ruggine). Durante la fioritura del fitoplancton o durante la crescita sotto fitte chiome di piante o macroalghe, la luce blu può diventare scarsa. In queste condizioni produce principalmente batterioclorofille (assumendo un colore violaceo) per selezionare la radiazione luminosa nello spettro del rosso.

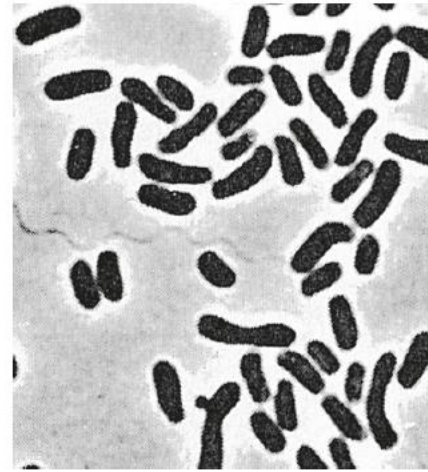
E' stato dimostrato che batteri purpurei non sulfurei sono in grado di sfruttare la radiazione infrarossa riflessa da rocce poste in prossimità di sorgenti termali marine poste ad elevate profondità, quindi in assenza di luce solare.





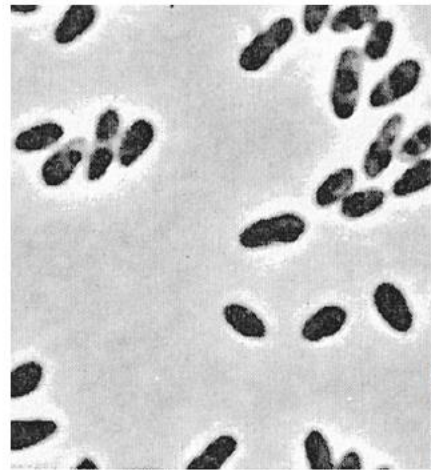
Norbert Pfennig

(a)



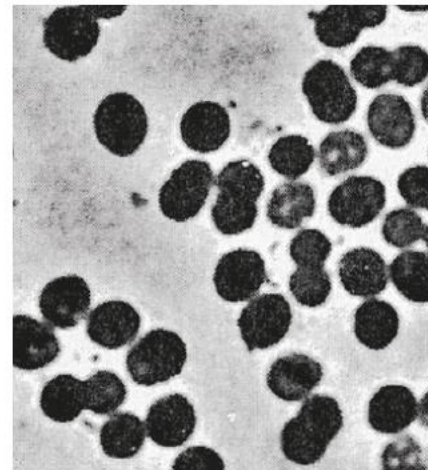
Norbert Pfennig

(b)



Norbert Pfennig

(c)



Norbert Pfennig

(d)



Norbert Pfennig

(e)



Peter Hirsch

(f)

**Figura 15.13** Rappresentanti di batteri rossi non sulfurei appartenenti a diversi generi. (a) *Phaeospirillum fulvum*, le cui cellule sono lunghe circa 3  $\mu\text{m}$ . (b) *Rhodoblastus acidophilus*, le cui cellule sono lunghe circa 4  $\mu\text{m}$ . (c) *Rhodobacter sphaeroides*, le cui cellule sono larghe circa 1,5  $\mu\text{m}$ . (d) *Rhodopila globiformis*, le cui cellule sono larghe circa 1,6  $\mu\text{m}$ . (e) *Rhodocyclus purpureus*, le cui cellule hanno un diametro di circa 0,7  $\mu\text{m}$ . (f) *Rhodomicrobium vannielii*, le cui cellule sono larghe circa 1,2  $\mu\text{m}$ .

## **Come «funzionano»**

Poiché i batteri purpurei non sulfurei rimuovono i microrganismi patogeni e depurano la colonna d'acqua a rifiuti organici, sono stati a lungo utilizzati con successo per il risanamento dell'acqua nelle operazioni di acquacoltura intensiva. Allo stesso modo, gli orticoltori di tutto il mondo hanno iniziato a riconoscere i numerosi benefici ecologici di questi batteri. Si segnala il successo nell'utilizzo di prodotti liquidi a base di batteri purpurei non sulfurei dagli additivi idroponici, alla irrigazione alla fertirrigazione fogliare. È stato persino dimostrato che questi batteri, se aggiunti all'acqua potabile, aumentano la produttività e la qualità dei polli da carne.

I batteri porpora non sulfurei promuovono la salute e la produttività di qualsiasi sistema di coltura. I loro contributi sono molteplici:

- 1) Consumano la sostanza organica del detrito nelle zone anaerobiche senza generare sottoprodotti nocivi come l'idrogeno solforato
- 2) Sequestrando i prodotti organici, modificano in modo significativo la qualità dell'acqua e riducono gli odori
- 3) Assimilano  $\text{NH}_4^+$ / $\text{NO}_2^+$ / $\text{NO}_3^-$  migliorando in modo significativo la capacità complessiva di ogni sistema di coltivazione incidendo positivamente sul ciclo dell'azoto.
- 4) Agiscono come potenti probiotici, riducendo l'insorgenza di malattie sia nelle piante che negli animali.

*Table 1.* General properties of anoxygenic purple phototrophic bacteria<sup>a</sup>

Property	Examples
Groups/phylogeny	Purple sulfur bacteria (gammaproteobacteria); purple nonsulfur bacteria (alpha- or betaproteobacteria)
Major species studied	<i>Allochromatium vinosum</i> and <i>Thiocapsa roseopersicina</i> (purple sulfur bacteria); <i>Rhodobacter capsulatus</i> , <i>Rhodobacter sphaeroides</i> , <i>Rhodospirillum rubrum</i> , and <i>Rhodopseudomonas palustris</i> (purple nonsulfur bacteria)
Pigments/color of dense cell suspensions	BChl <i>a</i> or <i>b</i> ; major carotenoids include spirilloxanthin, spheroidene, lycopene, and rhodopsin, and their derivatives; cell suspensions purple, purple-red, purple-violet, red, orange, brown, or yellow brown (BChl <i>a</i> -containing species); green or yellow (BChl <i>b</i> -containing species)
Location of pigments in cells	Within intracytoplasmic membranes arranged as membrane vesicles, tubes, bundled tubes, or in stacks resembling lamellae
Absorption maxima of living cells	BChl <i>a</i> -containing species: near 800 nm, and anywhere from 815–960 nm; BChl <i>b</i> -containing species: 835–850 nm and 1010–1040 nm
Electron donors/sulfur globules <sup>b</sup>	H <sub>2</sub> S, S <sup>0</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , H <sub>2</sub> , Fe <sup>2+</sup> ; if S <sup>0</sup> is produced from the oxidation of sulfide, the S <sup>0</sup> is stored intracellularly only in certain purple sulfur bacteria (see Fig. 1a)
Photoheterotrophy/dark respiratory growth	Purple sulfur bacteria limited on both accounts; purple nonsulfur bacteria typically diverse on both accounts

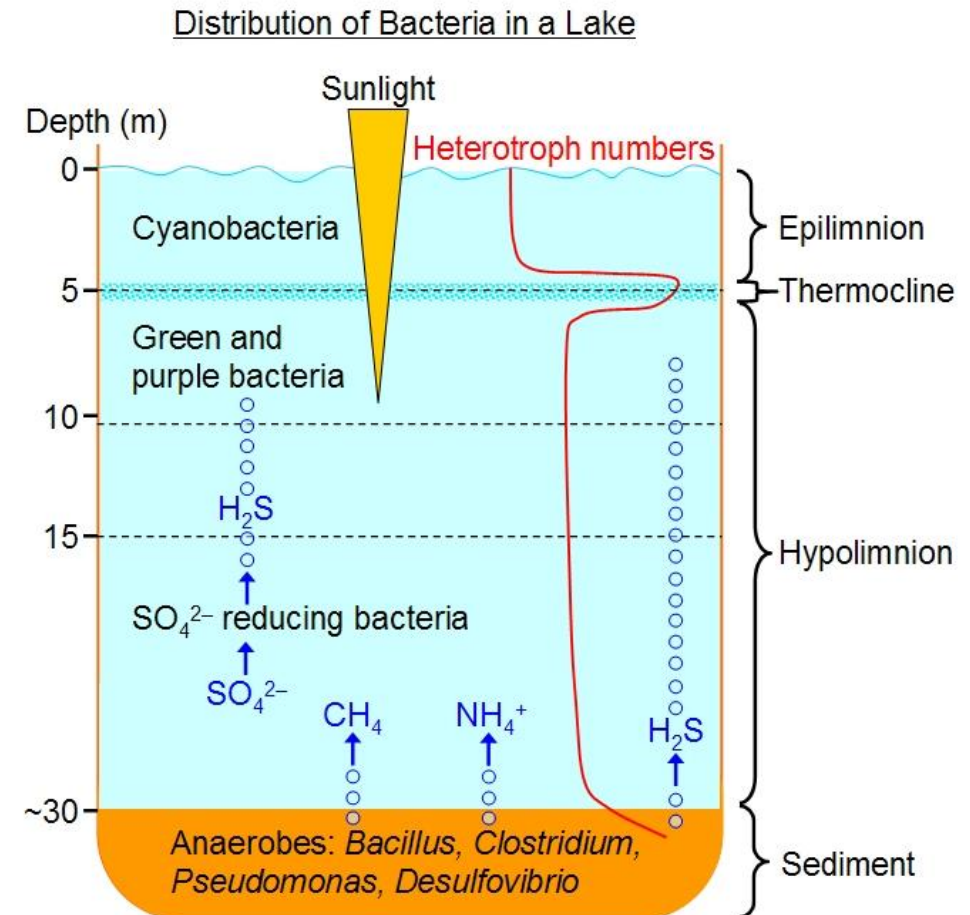
<sup>a</sup>All purple bacteria are gram-negative prokaryotes. All species contain peptidoglycan and an outer membrane containing lipopolysaccharide. <sup>b</sup>Virtually all purple bacteria are capable of autotrophic growth. When growing autotrophically, the Calvin cycle (reductive pentose phosphate cycle) is used as the mechanism for CO<sub>2</sub> fixation

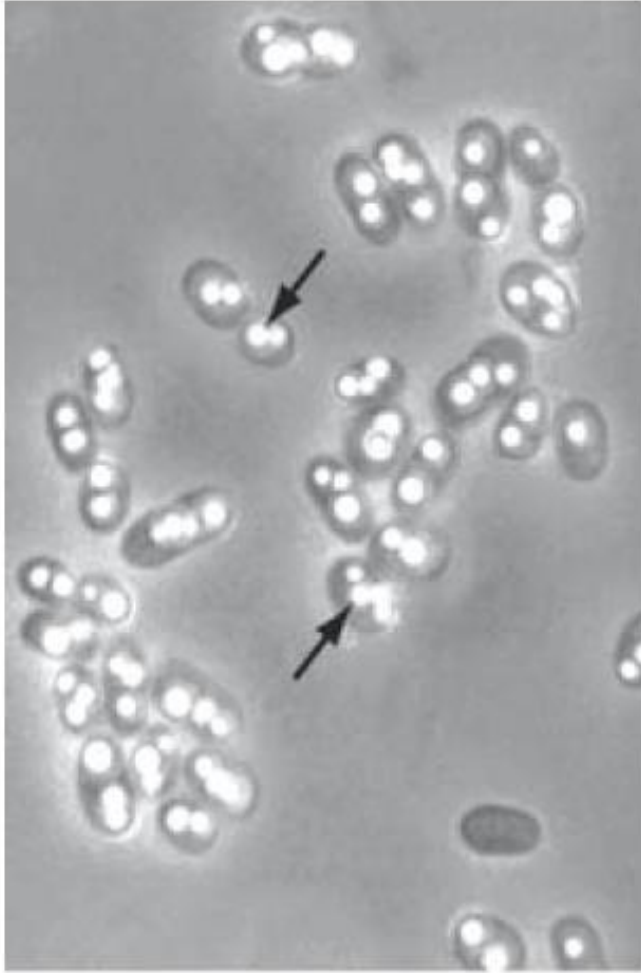


Negli habitat in cui sono presenti i solfiti il più importante ruolo dei batteri porpora è quello di consumare  $H_2S$ , ruolo forse maggiore anche del contributo alla produzione primaria. L' $H_2S$  è una sostanza altamente tossica per piante e animali e anche per molti batteri. L'ossidazione dell' $H_2S$  da parte dei batteri porpora produce forme non tossiche di zolfo, come lo zolfo elementare ( $S^0$ ) e il solfato ( $SO_4^{2-}$ ). L'ossidazione di  $H_2S$  consente alle acque superiori di un lago di rimanere ossigenate e adatte alla vita di piante, animali e batteri aerobi.

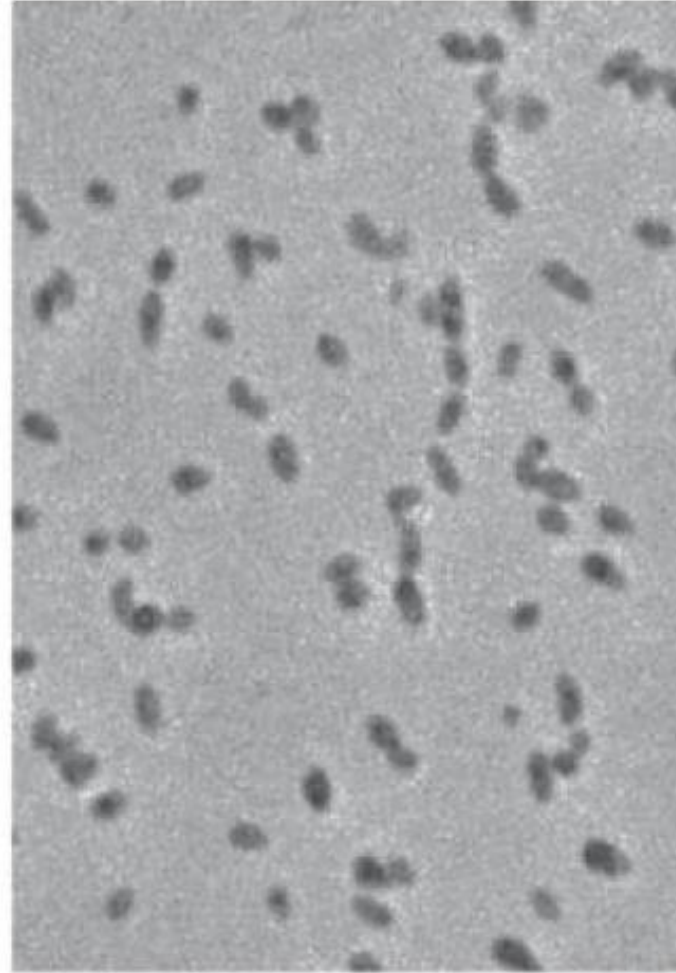


Photo from <https://naturanews.myblog.it>





**a**



**b**

Microfotografie a contrasto di fase di batteri porpora fototrofi.

- (a) Cellule di un ceppo del batterio porpora sulfureo *Thermochromatium tepidum* isolato da una sorgente calda. Notare i globuli di zolfo intracellulari rifrangenti e luminosi (freccie).
- (b) (b) Cellule di *Rhodobaca bogoriensis*, un batterio porpora non sulfureo alcalofilo isolato dal Lago Bogoria (Kenya). I batteri popora non sulfurei ossidano il solfuro e lasciano fuori dalla cellula lo zolfo elementare prodotto.

Le cellule di *Thermochromatium tepidum* sono larghe circa 1,5  $\mu\text{m}$

Le cellule di *Rhodobaca bogoriensis* sono larghe circa 0,8  $\mu\text{m}$ .

I batteri porpora sono relativamente facili da coltivare in laboratorio. Nella maggior parte dei casi tutto ciò che serve è un mezzo minerale anossico integrato con solfiti e bicarbonato (crescita fotoautotrofica) o un composto organico (crescita fotoeterotrofica).

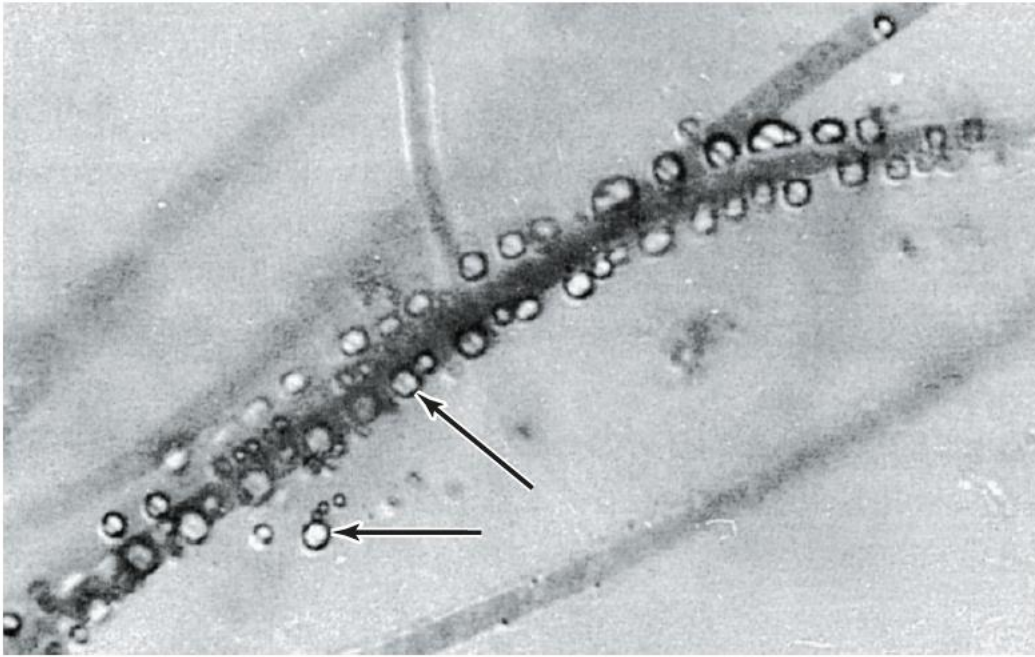
Grazie alla loro facilità di coltivazione in terreni di coltura sintetici e delle loro caratteristiche di organismi fotosintetici anossici sono molto utili nello studio della fisiologia, biochimica e biologia molecolare della fotosintesi. Poiché la fotosintesi anossigenica ha preceduto la fotosintesi ossigenica di miliardi di anni, gli studi sui batteri porpora e su altri fototrofi anossigenici hanno contribuito in modo importante alla nostra comprensione dell'evoluzione della fotosintesi.

In organismi fototrofi ossigenici (provvisi, quindi di fotosistema I e II) la fotosintesi può diventare ciclica quando la cellula necessita di meno NADPH (principale accettore di elettroni provenienti dalla fotolisi dell'acqua). Questo accade quando gli elettroni, invece di ridurre il NADP<sup>+</sup>, vengono immessi nuovamente sulla catena di trasporto degli elettroni per creare una forza elettromotrice e generare altro ATP.

In questo caso, la fotosintesi è sostenuta dal solo fotosistema I ed il donatore di elettroni per la riduzione della CO<sub>2</sub> è una molecola diversa dall'acqua, portando ad una fotosintesi ossigenica in organismi normalmente ossigenici.

Molti cianobatteri in queste circostanze possono utilizzare H<sub>2</sub>S come donatore di elettroni mentre molte alghe possono usare H<sub>2</sub>. Quando i cianobatteri utilizzano l'H<sub>2</sub>S, producono S<sup>0</sup> che viene depositato all'esterno delle cellule sotto forma di granuli di zolfo.





Yehuda Cohen e Moshe Shilo

**Figura 14.18** Ossidazione di  $H_2S$  da parte di *Oscillatoria limnetica*. Si notino i globuli di  $S^0$  (frecce), il prodotto di ossidazione di  $H_2S$ , formati all'esterno delle cellule. *O. limnetica* esegue la fotosintesi ossigenica, ma in presenza di  $H_2S$  le cellule ritornano al processo anossigenico.

Esistono forti evidenze che dimostrano come la presenza dei due fotosistemi nei cianobatteri sia frutto di un evento di trasferimento genico orizzontale che ha permesso ai cianobatteri di acquisire entrambi i fotosistemi presenti nei batteri purpurei e nei batteri verdi. Sebbene gli antenati dei cianobatteri fossero sicuramente anossigenici, la presenza di centri di reazione ridondanti ha facilitato l'evoluzione di una nuova variante del processo fotosintetico, una variante non ciclica mentre mutazioni a carico del fotosistema II ne ha permesso l'acquisizione da parte di questo della capacità di fotossidare l'acqua.

Table 2. Genera of anoxygenic phototrophic purple bacteria

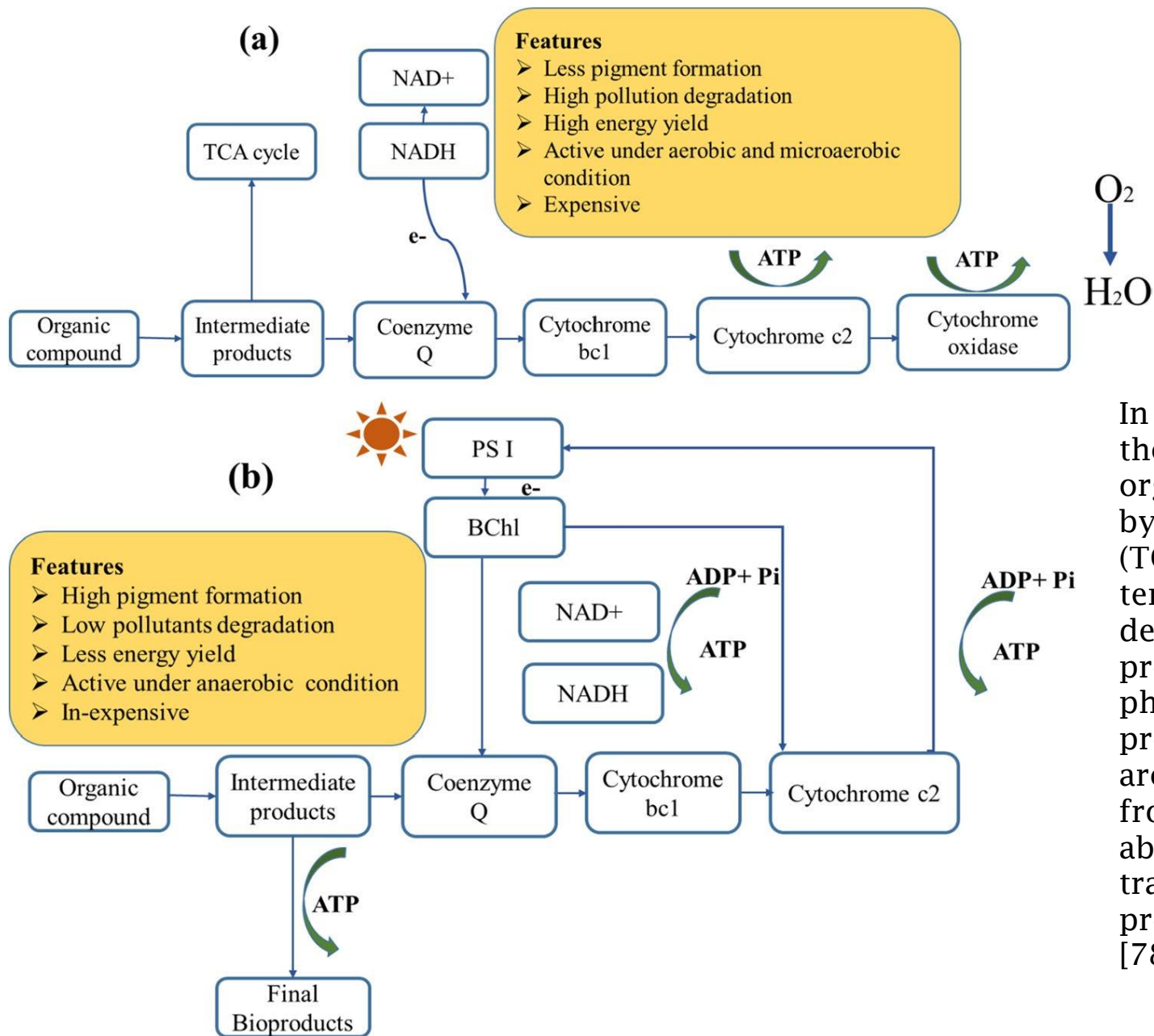
Taxonomy/Phylogeny	Genus	Genus abbreviation <sup>a</sup>	Morphology
Purple Nonsulfur Bacteria			
Alphaproteobacteria	<i>Rhodobaca</i> <sup>c</sup>	<i>Rca.</i>	Cocci to short rods
	<i>Rhodobacter</i>	<i>Rba.</i>	Rods
	<i>Rhodovulum</i>	<i>Rdv.</i>	Rods-Cocci
	<i>Rhodopseudomonas</i> <sup>c</sup>	<i>Rps.</i>	Budding rods
	<i>Rhodoblastus</i> <sup>c</sup>	<i>Rbl.</i>	Budding rods
	<i>Blastochloris</i>	<i>Blc.</i>	Budding rods
	<i>Rhodomicrobium</i>	<i>Rmi.</i>	Budding rods
	<i>Rhodobium</i>	<i>Rbi.</i>	Rods
	<i>Rhodoplanes</i>	<i>Rpl.</i>	Rods
	<i>Rhodocista</i> <sup>c</sup>	<i>Rcs.</i>	Spirilla
	<i>Rhodospirillum</i>	<i>Rsp.</i>	Spirilla
	<i>Phaeospirillum</i>	<i>Phs.</i>	Spirilla
	<i>Rhodopila</i> <sup>c</sup>	<i>Rpi.</i>	Cocci
	<i>Rhodospira</i>	<i>Rsa.</i>	Spirilla
	<i>Rhodovibrio</i> <sup>c</sup>	<i>Rhv.</i>	Vibrio
	<i>Rhodothallasium</i> <sup>c</sup>	<i>Rts.</i>	Spirilla
	<i>Roseospira</i>	<i>Ros.</i>	Spirilla
	<i>Roseospirillum</i>	<i>Rss.</i>	Spirilla
Betaproteobacteria	<i>Rhodocyclus</i>	<i>Rcy.</i>	Curled vibrios
	<i>Rhodoferax</i> <sup>c</sup>	<i>Rfx.</i>	Rods, vibrios
	<i>Rubrivivax</i>	<i>Rvi.</i>	Rods, curved rods

In condizioni fototrofiche anossiche i tipici batteri porpora non sulfurei possono crescere fotoautotroficamente con  $H_2$  o con bassi livelli di solfiti come donatori di elettroni.

Poche specie possono utilizzare  $S_2O_3^{2-}$  o  $Fe^{2+}$  come donatori di elettroni fotosintetici. Tuttavia, la maggior parte dei batteri porpora non sulfurei crescono meglio come fotoeterotrofi in presenza di un composto organico facilmente utilizzabile, come il malato, e con  $NH_4^+$  come fonte di azoto.

La crescita fotoeterotrofica in presenza di composti organici quali acetato, malato, succinato) come donatori di elettroni porta a diverse strategie metaboliche, specialmente se il composto organico in questione è in uno stato di ossidazione più ridotto rispetto al C cellulare come ad esempio il succinato. La fissazione della  $CO_2$  attraverso il ciclo di Calvin serve per eliminare elettroni in eccesso che si formano dal metabolismo cellulare e raggiungere l'equilibrio redox.

In presenza di ossigeno, invece, i batteri purpurei non sulfurei sintetizzano ATP attraverso fosforilazione ossidativa, usando l'ossigeno come accettore di elettroni



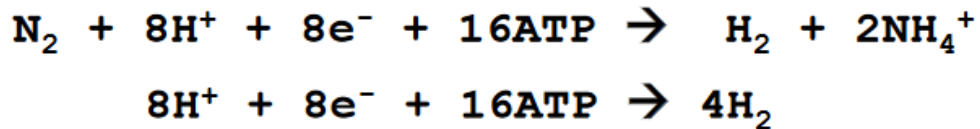
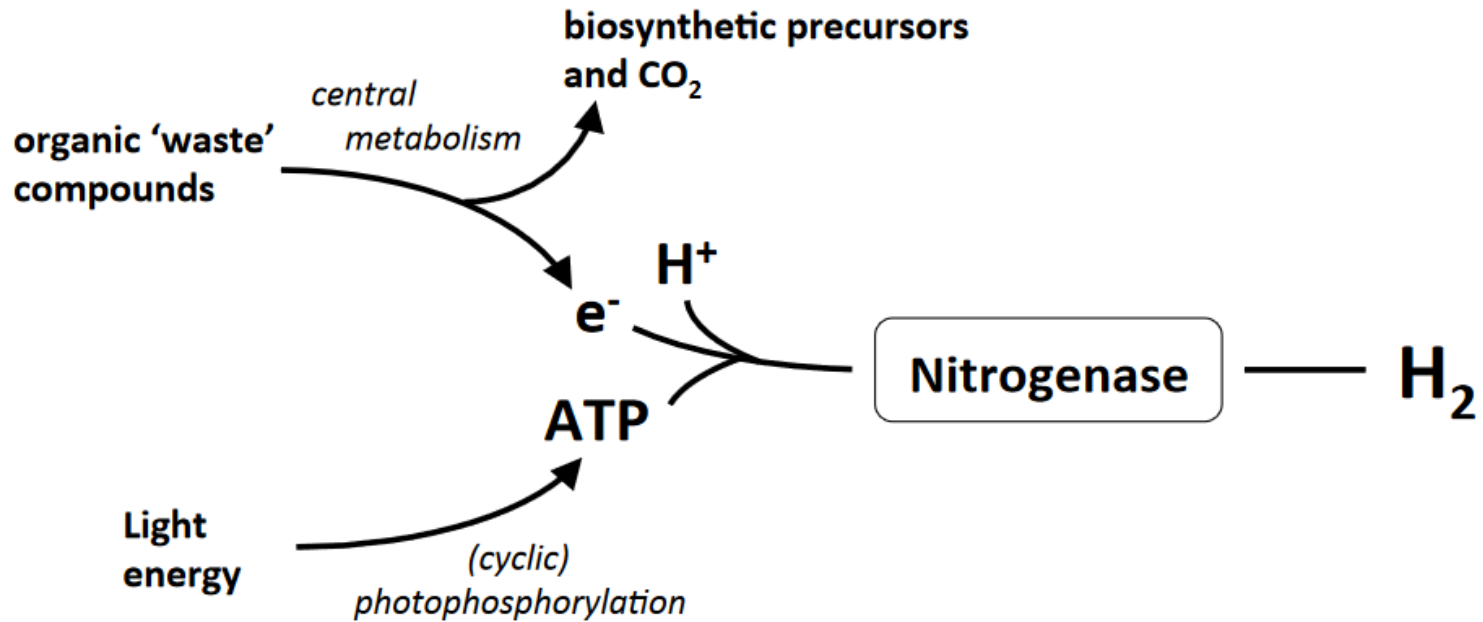
**Fig. 4 a Oxidative phosphorylation** in PNSB (Purple Non Sulfur Bacteria) and its features.

**B Photo-phosphorylation** in PNSB and its features.

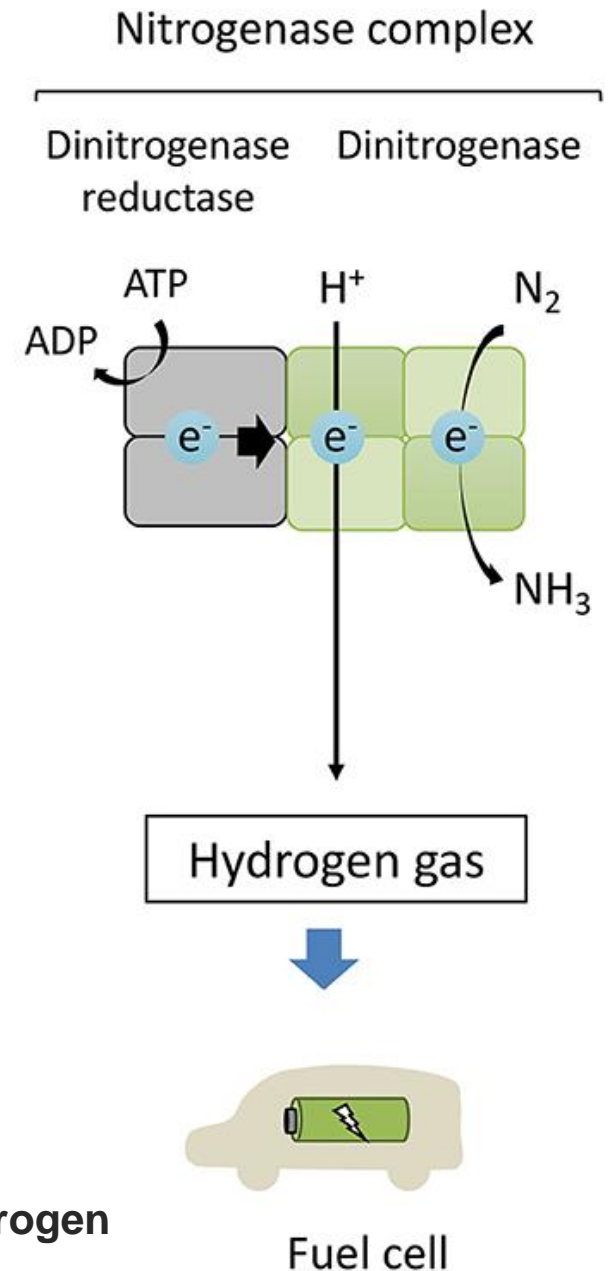
Composed from Lu, Zhang, and Dong [51]

In oxidative phosphorylation, the respiration chain is the most important to synthesize ATP. In this, organic material is converted into intermediate byproducts and then moved to the tricarboxylic acid (TCA) cycle [51, 79]. Oxygen is used as a final terminal electron acceptor that warrants further degradation of the organic material into the final product (Fig. 4a,b). In photo-phosphorylation, the photosynthetic electron chain is important. In this process, light is reabsorbed by light pigments, which are then transferred to BChl. Thereby, BChl moves from ground state to high energy state after absorbing light and releases an electron that transports through the electron chain and ATP is produced [78].

# Purple non-sulfur bacteria produce H<sub>2</sub> via nitrogenase



The nitrogenase complex is composed of dinitrogenase reductase and dinitrogenase. Nitrogenase catalyzes the proton reduction to hydrogen as well as the reduction of nitrogen to ammonia





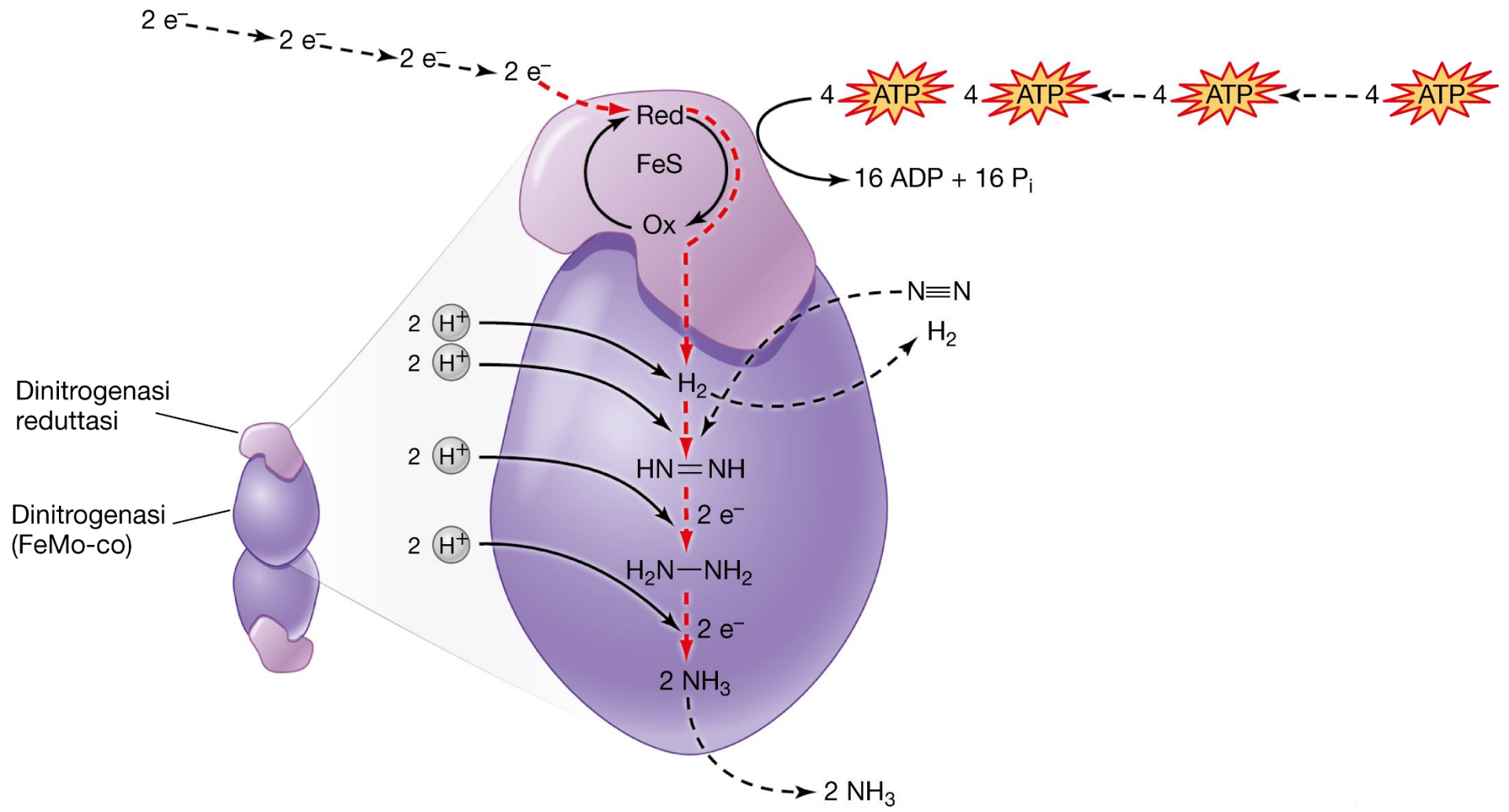
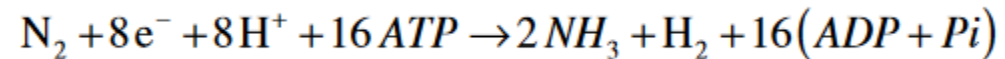


Figura 13.41. Nitrogenasi.

## Diazotrofia nei batteri porpora non sulfurei

La crescita di tutti gli eucarioti e della maggior parte dei procarioti richiede una fonte di azoto come ammonio, nitrato o amminoacidi. Alcuni procarioti, tuttavia, possono ridurre l'azoto molecolare chimicamente inerte ( $N_2$ ) ad ammoniaca ( $NH_3$ ) mediante un processo chiamato fissazione biologica dell'azoto (BNF). Nessun eucariote è in grado di fissare direttamente l' $N_2$ , ma diversi eucarioti come leguminose e termiti fanno indirettamente un uso di  $N_2$  formando associazioni simbiotiche con batteri azotofissatori o archaea. La BNF dipende da metalloenzimi complessi chiamati **nitrogenasi**, che catalizzano la reazione



e richiedono un minimo teorico di 16 ATP per mole di  $N_2$  ridotto. Oltre alla riduzione di  $N_2$ , le nitrogenasi producono idrogeno gassoso ( $H_2$ ) in una reazione collaterale obbligata e, in assenza di  $N_2$ , le nitrogenasi riducono esclusivamente i protoni a  $H_2$ .

Con solo un paio di eccezioni note, i batteri porpora non sulfurei possono fissare l'azoto atmosferico ( $N_2 + 8H \rightarrow 2NH_3 + H_2$ ). Le specie *Rhodobacter capsulatus* e *Rhodobacter sphaeroides* crescono utilizzando  $N_2$  come unica fonte di azoto. In generale i batteri porpora non sulfurei sono ottimi fissatori di  $N_2$  è probabile che questa loro capacità conferisca un vantaggio competitivo significativo in ambienti anossici che sono limitati in azoto minerale.

**TABELLA 13.3** Alcune caratteristiche dei batteri fotoautotrofi

Gruppo	Nome comune del gruppo	Fotosistema	Donatore di elettroni più comune	Produzione di O <sub>2</sub>	Fonte di carbonio
<i>Heliobacterium</i> (genere)		PS I	Organico	Anossigenico	Organica
Chlorobi (phylum)	Verde sulfureo	PS I	H <sub>2</sub> S, S <sup>0</sup> , H <sub>2</sub> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>	Anossigenico	CO <sub>2</sub> , organica
Chloroflexi (classe)	Verde non sulfureo	PS II	H <sub>2</sub> S, H <sub>2</sub> <sup>a</sup> , organico <sup>a</sup>	Anossigenico	CO <sub>2</sub> , organica
Chromatiaceae (famiglia)	Purpureo sulfureo	PS II	H <sub>2</sub> S <sup>a</sup> , H <sub>2</sub> <sup>a</sup> , S <sup>0a</sup>	Anossigenico	CO <sub>2</sub>
Rhodospirillaceae (famiglia)	Purpureo non sulfureo	PS II	H <sub>2</sub> <sup>a</sup> , organico <sup>a</sup>	Anossigenico	CO <sub>2</sub> , organica
Cyanobacteria (phylum)	“Alghe verdi azzurre” <sup>b</sup>	PS I e PS II	H <sub>2</sub> O	Ossigenico	CO <sub>2</sub>

<sup>a</sup> Non fungono da donatori di elettroni per la reazione di fotosintesi, ma sono usati come fonte di elettroni per formare NADH o NADPH attraverso il sistema di trasporto degli elettroni.

<sup>b</sup> L'uso della parola “alghe” è un riferimento antiquato e non corretto per questi batteri fotosintetici.